

Структура поверхні листків видів секції *Medium D.C.* роду *Campanula L.* флори України

НАТАЛІЯ ГРИГОРІВНА ДРЕМЛЮГА¹
ОКСАНА АНДРІЙВНА ФУТОРНА²

ДРЕМЛЮГА Н.Г., ФУТОРНА О.А., 2012: Структура поверхні листків видів секції *Medium D.C.* роду *Campanula L.* флори України. *Чорноморськ. бот. ж.*, Т.8, №3: 284-301.

Вперше за допомогою скануючого електронного мікроскопу досліджена структура поверхні епідерми листків 22 видів секції *Medium D.C.* роду *Campanula* флори України. Встановлені спільні для всіх досліджених видів ознаки (амфістоматичний тип листової пластинки; рівномірно розміщені, не занурені анізоцитні продихи; добре розвинута зморшкувата кутикула; опушення, сформоване довгими, короткими шилоподібними або серповидними волосками; характер розміщення воскових відкладів – корок та/або пластинок; загальний тип рельєфу), а також специфічні (тип рельєфу, особливості опушення).

Ключові слова: види роду *Campanula*, листки, ультраструктура поверхні, СЕМ дослідження, флора України

DREMLIUGA N.G., FUTORNA O.A., 2012: Structure of leaf surface in section *Medium DC.* of genus *Campanula L.* in the flora of Ukraine. *Chornomors'k. bot. z.*, Vol. 8: №3: 284-301.

The structure of the leaf epidermis surface of 22 species from section *Medium DC.* of genus *Campanula L.* in the flora of Ukraine is investigated for the first time using a scanning electron microscope. The common characters for all species (amphistomous type of leaf blade, evenly spaced, not immersed anisocyte stomata, a well-developed crinkled cuticle; awl- and sickle-shaped, bearded and hoary downiness, the location of wax deposits - crusts and / or laminas; a common type of topography) and specific characters (relief type, peculiarities of hairness) are identified.

Key words: species of *Campanula*, leaves, ultrastructure of the surface, scanning electron microscope, the flora of Ukraine.

ДРЕМЛЮГА Н.Г., ФУТОРНА О.А., 2012: Структура поверхності листків видів секції *Medium D.C.* роду *Campanula L.* флори України. *Чорноморськ. бот. ж.*, Т.8, №3: 284-301.

Впервые с помощью сканирующего электронного микроскопа исследована структура поверхности эпидермы листьев у 22 видов секции *Medium D.C.* рода *Campanula* флоры Украины. Установлены общие для всех исследованных видов признаки (амфистоматичный тип листовой пластинки; равномерно размещенные, не погруженные анизоцитные 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 (тип рельефа, особенности опушения).

Ключевые слова: виды *Campanula*, листья, ультраструктура поверхности, СЭМ исследования, флора Украины

У зв'язку із складнощами, які виникають при розмежуванні видів критичних родів квіткових рослин за макроморфологічними ознаками листків, для цілей систематики залучаються дані інших досліджень, зокрема анатомічної будови листків

[СНАКРАВАРТУ С. et al. 1986; JAYEOLA A.A. et al., 2000; ДРЕМЛЮГА Н.Г., 2009, 2010]. Дослідники надавали важливого значення особливостям будови ультраструктури поверхні листка як діагностичним критеріям для розмежування таксонів, для з'ясування екологічних особливостей видів тощо [ВІСЮЛІНА О.Д., 1961, ФЕДОРОВ АН.А. та ін., 1978; БАРАНОВА М.А., 1985; БАРАНОВА М.А. та ін., 1987; ВИКТОРОВ В.П. та ін., 1996; ІЛЬІНСЬКА А.П., та ін., 2004].

Дослідження поверхні листків видів роду не проводилось, тому виявлення особливостей ультраструктури епідерми листків у видів роду *Campanula* L., встановлення видової специфіки та діагностичної значущості їх ознак на різних таксономічних рівнях було важливою частиною нашої роботи.

Матеріали та методи дослідження

Ми дослідили поверхню листків 22 видів роду *Campanula* флори України з секції *Medium* D.C.

Для дослідження був використаний гербарний матеріал, зібраний нами під час експедиційних виїздів у 2007–2010 роках, а також зразки з гербаріїв Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного (KW), Ботанічного інституту ім. Комарова (LE), Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України (KWHN), Інституту екології Карпат (LWKS), Державного природничого музею НАН України (LW), Львівського національного університету ім. Івана Франка (LWS), Ужгородського національного університету (UU), Чернівецького національного університету ім. Ю. Федьковича (CHER). Зразки листків які фіксували на столику і напилували тонким шаром золота. Ультраструктуру поверхні вивчали за допомогою СЕМ JSM-6060 LA. Описи проводились з використанням термінології, узагальненої в працях W. Bathlott та ін.; С. Chakrabarty, Р. Mukherjee, С.Ф. Захаревич та ін. [ЗАХАРЕВИЧ С.Ф., 1954; JUNIPER В.Е., 1959; DALY G.T., 1964; HALLAM N.D., 1970; HALLAM N.D. et al., 1970; МИРОСЛАВОВ Е.А., 1974; ДЖУНІПЕР Б.Э. та ін., 1986; СНАКРАВАРТУ С. et al., 1986; ВАРТНЛОТТ W. et al. 1998] Для окремих видів опрацьовували матеріал, відібраний з різних точок ареалу.

Результати дослідження та їх обговорення

Секція *Medium* на території України представлена шістьма підсекціями.

Підсекція 1. *Triloculares* Boiss.

***C. sibirica* L.** Листок амфістоматичний. Контури епідермальних клітин чіткі у рослин з околиць сіл Гринів (Львівська обл.) та Трахтемирів (Черкаська обл.) та не чіткі у рослин, зібраних в околицях м. Канів (Черкаська обл.) та у Прут-Дністровському межиріччі (Чернівецька обл.). Продихи анізоцитного типу добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка, містяться на одному рівні з основними клітинами епідерми. На обох поверхнях листової пластинки в усіх досліджених зразків наявне опушення, що сформоване серпоподібними та шилоподібними (довгими та/або короткими) волосками. Адаксиальна поверхня листової пластинки. Рельєф адаксиальної поверхні листової пластинки горбкуватий у рослин з с. Гринів та остистий у рослин з інших місцезростань. Кутикула добре виразна в усіх досліджених зразків, але найпотужнішою є у рослин з околиць м. Канева. Кутикула зморшкуватого типу (короткі кутикулярні борозенки не перекривають епідермальні клітини) у рослин з с. Трахтемирів, с. Гринів та Прут-Дністровського межиріччя. У зразків з околиць м. Канів поверхня борозенчасто-бородавчаста (крім борозенок спостерігаються також бородавки). Наявний віск у вигляді кірок. У рослин з с. Гринів, крім того, спостерігається нерівнокраї поодинокі пластинки воску. Абаксиальна поверхня в цілому подібна до адаксиальної в усіх досліджених зразків.

***C. taurica* Juz.** Листок амфістоматичний. Контури всіх клітин чіткі, продихи анізоцитного типу добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої

жилки листка. Містяться на одному рівні з основними клітинами епідерми. Адаксиальна поверхня листкової пластинки. На поверхні наявні серпоподібні та шилоподібні (довгі та/або короткі) волоски, їх поверхня вкрита папілами. Рельєф остистий. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. На основних епідермальних клітинах шар кутикули добре виразний, представлений зморшкуватим типом, для останнього характерним є утворення складок, які тягнуться вздовж довшої осі клітини. Іноді спостерігається кристалоїдний віск у вигляді кірок. Абаксиальна поверхня в цілому подібна до адаксиальної в усіх досліджених зразків. Відрізняється від останньої наявністю лише довгих волосків.

C. charkeviczii Fedorov. Листок амфістоматичний. Контури клітин чіткі, продихи анізоцитного типу добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка. Містяться на одному рівні з основними клітинами епідерми. Адаксиальна поверхня листкової пластинки. На поверхні наявні шилоподібні (довгі або короткі) волоски, їх поверхня вкрита папілами. Рельєф горбкуватий. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. На основних епідермальних клітинах шар кутикули добре виразний, зморшкуватого типу, для якого характерні складки, що тягнуться вздовж довшої осі клітини. Віск відсутній, дуже рідко спостерігається кристалоїдний віск у вигляді кірок. Абаксиальна поверхня в цілому подібна до адаксиальної в усіх досліджених зразків. Відрізняється від останньої наявністю воску у вигляді кірок.

C. elatior (Fom.) Grossh. Листок амфістоматичний. Контури всіх клітин чіткі, продихи анізоцитного типу добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка. Містяться на одному рівні з основними клітинами епідерми. Адаксиальна поверхня. Опушення сформоване довгим та/або короткими шилоподібними волосками, поверхня яких вкрита папілами. Рельєф остистий. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. Шар кутикули добре виразний, зморшкуватого типу, для якого характерні складки, що тягнуться вздовж довшої осі клітини. Спостерігається віск у вигляді кірок. Абаксиальна поверхня в цілому подібна до адаксиальної в усіх досліджених зразків.

C. talievii Juz. Листок амфістоматичний. Контури всіх клітин чіткі, продихи анізоцитного типу добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка. Містяться на одному рівні з основними клітинами епідерми. Адаксиальна поверхня. Опушення густе, сформоване довгими та/або короткими шилоподібними або серпоподібними волосками з борозенчастою поверхнею. Рельєф горбкуватий або остистий. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. Шар кутикули добре виразний, зморшкуватого типу. Спостерігається віск у вигляді кірок. Абаксиальна поверхня подібна до адаксиальної в усіх досліджених зразків.

Підсекція 2. *Dasystigma* Fed.

C. alpina Jacq. Листок амфістоматичний. Контури всіх клітин чіткі, продихи анізоцитного типу добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка. Містяться на одному рівні з основними клітинами епідерми. Адаксиальна поверхня. Опушення спостерігається рідко по жилках і представлене довгими шилоподібними волосками. Рельєф остисто-горбкуватий. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. Шар кутикули добре виразний, зморшкуватого типу. Віск представлений рівнокраїми пластинками. Абаксиальна поверхня подібна до адаксиальної.

Підсекція 3. *Annuae* (Boiss.) Fed.

C. erinus L. Листок амфістоматичний. Контури всіх клітин чіткі, продихи анізоцитного типу добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка. Містяться на одному рівні з основними клітинами епідерми.

Адаксиальна поверхня листкової пластинки. Опушення густе, сформоване довгими шилоподібними волосками. Рельєф горбкувато-гладенький. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. Шар кутикули добре виразний, зморшкуватого типу. Спостерігається віск, представлений кірками. Абаксиальна поверхня подібна до адаксиальної.

Підсекція 4. *Eucodon* (DC.) Fed.

C. latifolia L. Листок амфістоматичний. Контури всіх клітин чіткі, продихи анізоцитного типу добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка. Містяться на одному рівні з основними клітинами епідерми. Адаксиальна поверхня листкової пластинки. Опушення сформоване довгими та короткими шилоподібними волосками з бородавчастою поверхнею. Рельєф горбкувато-гладенький. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. Шар кутикули добре виразний, зморшкуватого типу. Віск відсутній. Абаксиальна поверхня подібна до адаксиальної.

C. trachelium L. Листок амфістоматичний. Контури всіх клітин чіткі, продихи анізоцитного типу, добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка. Містяться на одному рівні з основними клітинами епідерми. Адаксиальна поверхня. Опушення спостерігається по всій поверхні пластинки, сформоване довгими та короткими шилоподібними волосками з бородавчастою поверхнею. Рельєф сітчасто-остистий. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. Шар кутикули добре виразний, зморшкуватого типу. Спостерігається віск двох типів: кірки та рівнокраї пластинки. Абаксиальна поверхня подібна до адаксиальної.

C. bononiensis L. Листок амфістоматичний. Контури всіх клітин чіткі, продихи анізоцитного типу добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка. Містяться на одному рівні з основними клітинами епідерми. Адаксиальна поверхня. На поверхні наявні короткі шилоподібні та серпоподібні волоски з бородавчастою поверхнею. Рельєф сітчасто-остистий. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. Шар кутикули добре виразний, зморшкуватого типу. Спостерігається віск у вигляді кірок. Абаксиальна поверхня подібна до адаксиальної.

Підсекція 5. *Involucratae* (Fom.) Fed.

C. glomerata L. Листок амфістоматичний. Контури всіх клітин чіткі, продихи анізоцитного типу добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка. Містяться на одному рівні з основними клітинами епідерми. Адаксиальна поверхня. Опушення сформоване довгими шилоподібними та серпоподібними волосками, поверхня яких бородавчата. Рельєф горбкуватий. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. Кутикула добре виразна, зморшкуватого типу. Наявний віск двох типів: кірки та рівнокраї пластини. Абаксиальна поверхня подібна до адаксиальної.

C. pulchra Wissjul. Листок амфістоматичний. Контури всіх клітин чіткі, продихи анізоцитного типу добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка. Містяться на одному рівні з основними клітинами епідерми. Адаксиальна поверхня. Опушення сформоване довгими шилоподібними та серпоподібними волосками, поверхня яких бородавчата. Рельєф сітчасто-остистий. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. Кутикула добре виразна, зморшкуватого типу. Наявний віск двох типів: кірки та рівнокраї пластини. Абаксиальна поверхня подібна до адаксиальної.

C. farinosa Andrz. Листок амфістоматичний. Контури всіх клітин чіткі, продихи анізоцитного типу добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка. Містяться на одному рівні з основними клітинами епідерми.

Адаксиальна поверхня. Опушення сформоване довгими шилоподібними та серпоподібними волосками, поверхня яких бородавчаста. Рельєф сітчасто-остистий. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. Кутикула добре виразна, зморшкувата. Віск добре розвинений, наявні воскові кірки. Абаксиальна поверхня подібна до адаксиальної.

C. subcapitata M. Pop. Листок амфістоматичний. Контури всіх клітин чіткі, продихи анізоцитного типу добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка. Містяться на одному рівні з основними клітинами епідерми. Адаксиальна поверхня. Опушення сформоване довгими шилоподібними та серпоподібними волосками, поверхня яких бородавчаста. Рельєф сітчасто-остистий. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. Кутикула добре виразна, зморшкувата. Рівнокраї пластини воску рідко наявні по жилках. Абаксиальна поверхня подібна до адаксиальної.

C. macrostachya Waldst. et Kit. Листок амфістоматичний. Контури всіх клітин чіткі, продихи анізоцитного типу добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка. Містяться на одному рівні з основними клітинами епідерми. Адаксиальна поверхня. Опушення сформоване довгими шилоподібними та серпоподібними волосками, поверхня яких бородавчаста. Рельєф гребнеохоплюючий. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. Кутикула добре виразна, зморшкуватого типу. Рівнокраї пластини воску рідко наявні по жилках. Абаксиальна поверхня подібна до адаксиальної.

C. cervicaria L. Листок амфістоматичний. Контури всіх клітин чіткі, продихи анізоцитного типу добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка. Містяться на одному рівні з основними клітинами епідерми. Адаксиальна поверхня. Опушення сформоване довгими шилоподібними та серпоподібними волосками, поверхня яких бородавчаста. Рельєф гребнеохоплюючий. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. Кутикула добре виразна, зморшкуватого типу. Спостерігається віск у вигляді кірок. Абаксиальна поверхня подібна до адаксиальної.

Підсекція 6. *Heterophylla* (Nym.) Fed.

C. rotundifolia L. Листок амфістоматичний. Контури всіх клітин чіткі, продихи анізоцитного типу добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка. Містяться на одному рівні з основними клітинами епідерми. Адаксиальна поверхня. Опушення відсутнє. Рельєф горбкуватий. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. Кутикула зморшкуватого типу. Абаксиальна поверхня подібна до адаксиальної.

C. kladniana (Schur) Witasek Листок амфістоматичний. Контури всіх клітин чіткі, продихи анізоцитного типу добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка. Містяться на одному рівні з основними клітинами епідерми. Адаксиальна поверхня. Опушення відсутнє. Рельєф горбкуватий. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. Кутикула зморшкуватого типу. Віск добре розвинений, двох типів: кірки та пластини. Абаксиальна поверхня подібна до адаксиальної.

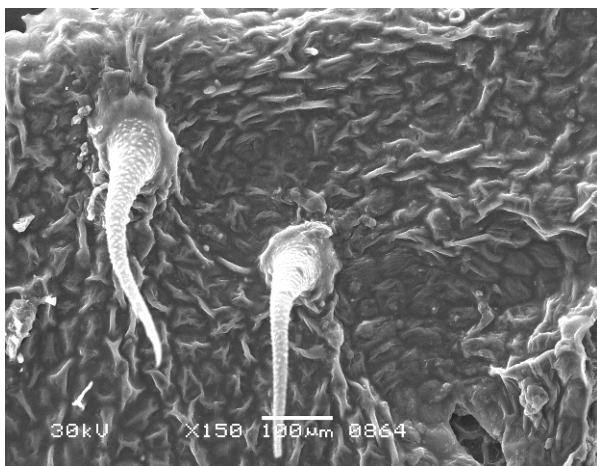
C. polymorpha Witasek Листок амфістоматичний. Контури всіх клітин чіткі, продихи анізоцитного типу добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка. Містяться на одному рівні з основними клітинами епідерми. Адаксиальна поверхня. Опушення відсутнє. Рельєф горбкувато-гладенький. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. Кутикула зморшкуватого типу. Віск добре розвинений, двох типів: кірки та пластини. Абаксиальна поверхня подібна до адаксиальної.

***C. napuligera* Schur** Листок амфістоматичний. Контури всіх клітин чіткі, продиhi анізоцитного типу добре помітні, не орієнтовані своєю довгою віссю вздовж середньої жилки листка. Містяться на одному рівні з основними клітинами епідерми. Адаксиальна поверхня. Опушення практично відсутнє, спостерігаються дуже рідко поодинокі короткі шилоподібні волоски. Рельєф горбкуватий. Замикаючі клітини продиhiв облямовані чітким кутикулярним валиком. Кутикула зморшкуватого типу. Віск добре розвинений, двох типів: кірки та пластини. Абаксиальна поверхня подібна до адаксиальної.

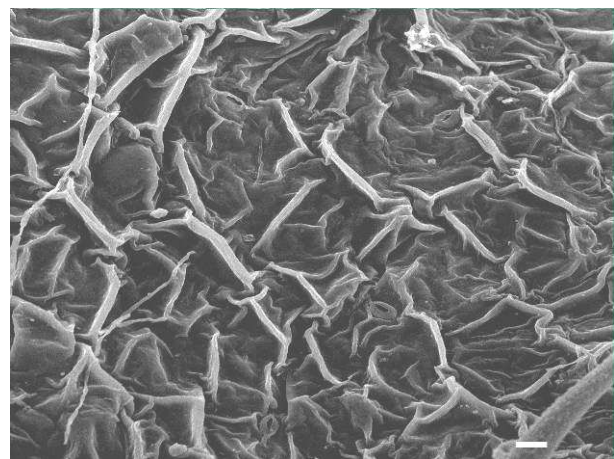
Підсекція *Triloculares* Boiss. Дослідження ультраструктури листків у *C. charkeviczii*, *C. elatior*, *C. sibirica*, *C. talievii*, *C. taurica* (рис. 1) показали, що листки амфістоматичного типу, анізоцитні продиhi рівномірно розміщені на обох поверхнях, на одному рівні з іншими епідермальними клітинами. Адаксиальна поверхня листових пластинок у рослин горбкувата (*C. charkeviczii*, *C. sibirica*, *C. talievii*) або остиста (*C. elatior*, *C. sibirica*, *C. taurica*), в області провідних пучків гребінчасто-зморшкувата. Проекції та обриси епідермальних клітин в досліджених видів варіюють: над мезофілом спостерігаються клітини з розпластаними проекціями та звивистими обриси, а в області провідних пучків – з витягнутими проекціями та звивистими обриси. Для рослин всіх досліджених видів характерний розвиток кутикули навколо продиhiв кутикулярних валиків та просте опушення, сформоване простими шилоподібними (довгими та короткими) волосками. Волоски розміщені нерівномірно, найбільша їх кількість спостерігається по жилках, значно менше – між ними (*C. sibirica*, *C. elatior*, *C. taurica*, *C. talievii*). У *C. charkeviczii*, навпаки, рідке опушення – по жилках, густе – між ними. Шилоподібні волоски різної довжини, мають бородавчасту поверхню та наявні в усіх видів даної секції, крім того у *C. sibirica* спостерігаються також прості серпоподібні волоски. Віск у вигляді кірок наявний у *C. sibirica*, *C. elatior*, *C. taurica*, *C. talievii*, крім того, віск у вигляді пластин наявний у деяких рослин *C. sibirica*. На поверхні листової пластинки *C. charkeviczii* віск відсутній

У досліджених видів абаксиальна поверхня листків в цілому близька до адаксиальної, відрізняється, головним чином, виразнішою зморшкуватістю біля жилкок, меншою кількістю продиhiв, менш густим опушенням та деякими кількісними показниками.

Отже, в результаті дослідження ультраструктури поверхні листків видів підсекції *Triloculares* нами вперше встановлені ознаки: амфістоматичний тип листка, анемоцитні продиhi, нерівномірно горбкуватий (по жилках зморшкуватий) тип рельєфу поверхні листка, наявність шилоподібних та серпоподібних волосків, кристалоїдного воску у вигляді кірок та зрідка пластинок.



1



2

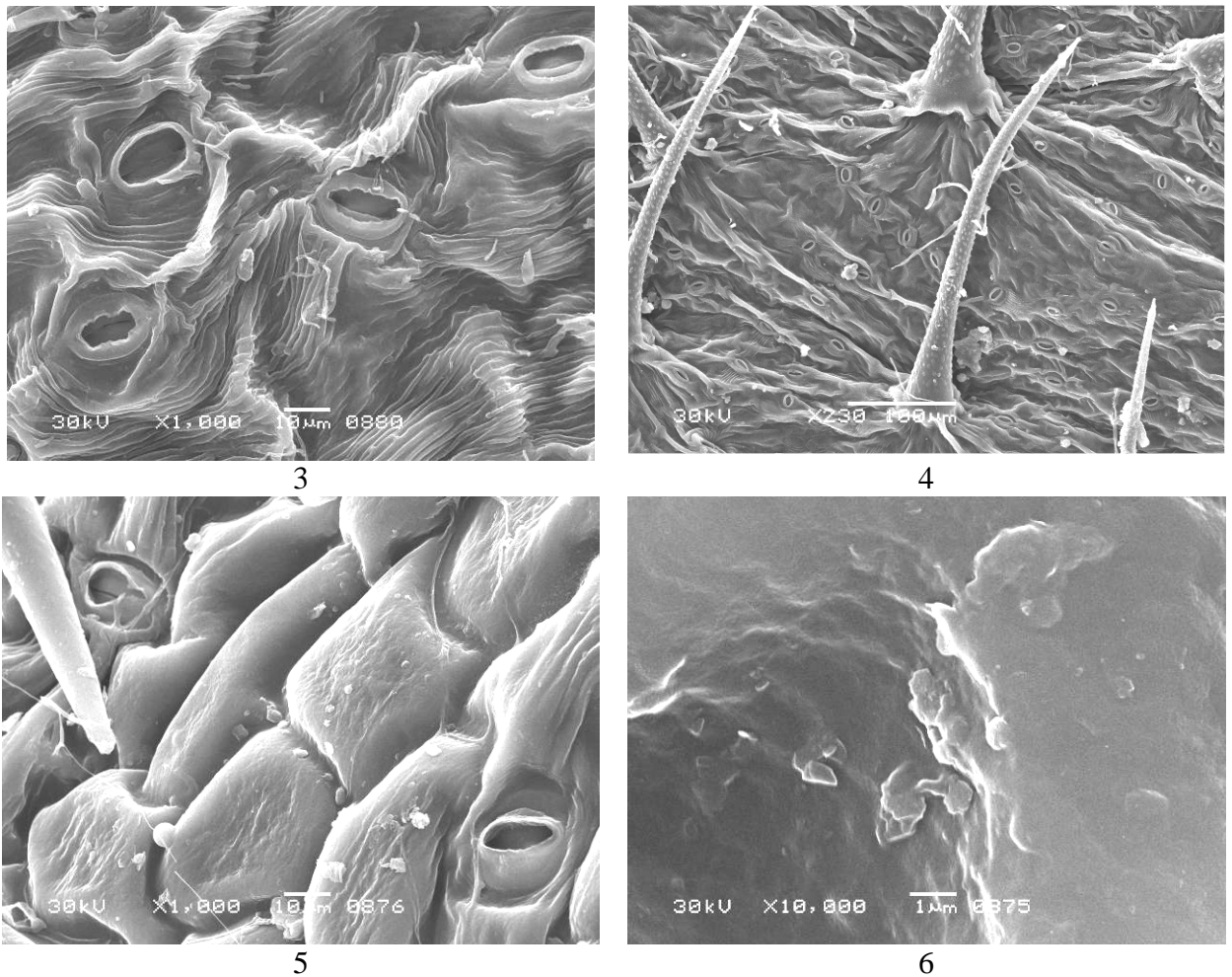


Рис. 1. Ультраструктура поверхні листової пластинки: 1 – *C. sibirica*; 2 – *C. elatior*; 3 – *C. charkeviczii*; 4 – *C. taurica* ; 5, 6 – *C. talievii*. Типи рельєфу: 1, 3, 5 – горбкуватий; 2, 4 – остистий. Типи волосків: 1 – серпоподібні; 4 – довгі шилоподібні. Типи воску: 6 – кірки.

Fig. 1. The ultrastructure of the laminas' surface: 1 – *C. sibirica*; 2 – *C. elatior*; 3 – *C. charkeviczii*; 4 – *C. taurica* ; 5, 6 – *C. talievii*. Types of topography: 1, 3, 5 – hilly; 2, 4 – bearded. Types of hair: 1- sikle-shaped; 4 – bearded awl-shaped. Types of wax: 6 – crusts.

Підсекція *Dasystigma* Fed. В результаті дослідження ультраструктури поверхні листків *C. alpina* (рис. 2) встановлено, що адаксиальна поверхня листової пластинки в даного виду остисто-горбкувата, в області жилки зморшкувата. Листки амфістоматичного типу, пори анізочитного типу розміщені рівномірно по всій поверхні листка, на одному рівні з іншими епідермальними клітинами. Обриси клітин звивисті, їх проекції витягнуті або розпластані. Видовжені, рівнокраї кристали воску спостерігаються по всій поверхні листової пластинки. Опушення просте, складається з довгих шилоподібних волосків, що нерівномірно розміщені по поверхні. Більш густе опушення спостерігається по жилках та краю листової пластинки, розсіяне – між жилками. Волоски, як і у попередніх видів, характеризуються бородавчастою поверхнею. Привертає увагу те, що в даного виду віск представлений рінокраїми пластинками, розташованими рівномірно, на відміну видів підсекції *Triloculares*, в яких він розташований на поверхні листової пластинки нерівномірно.

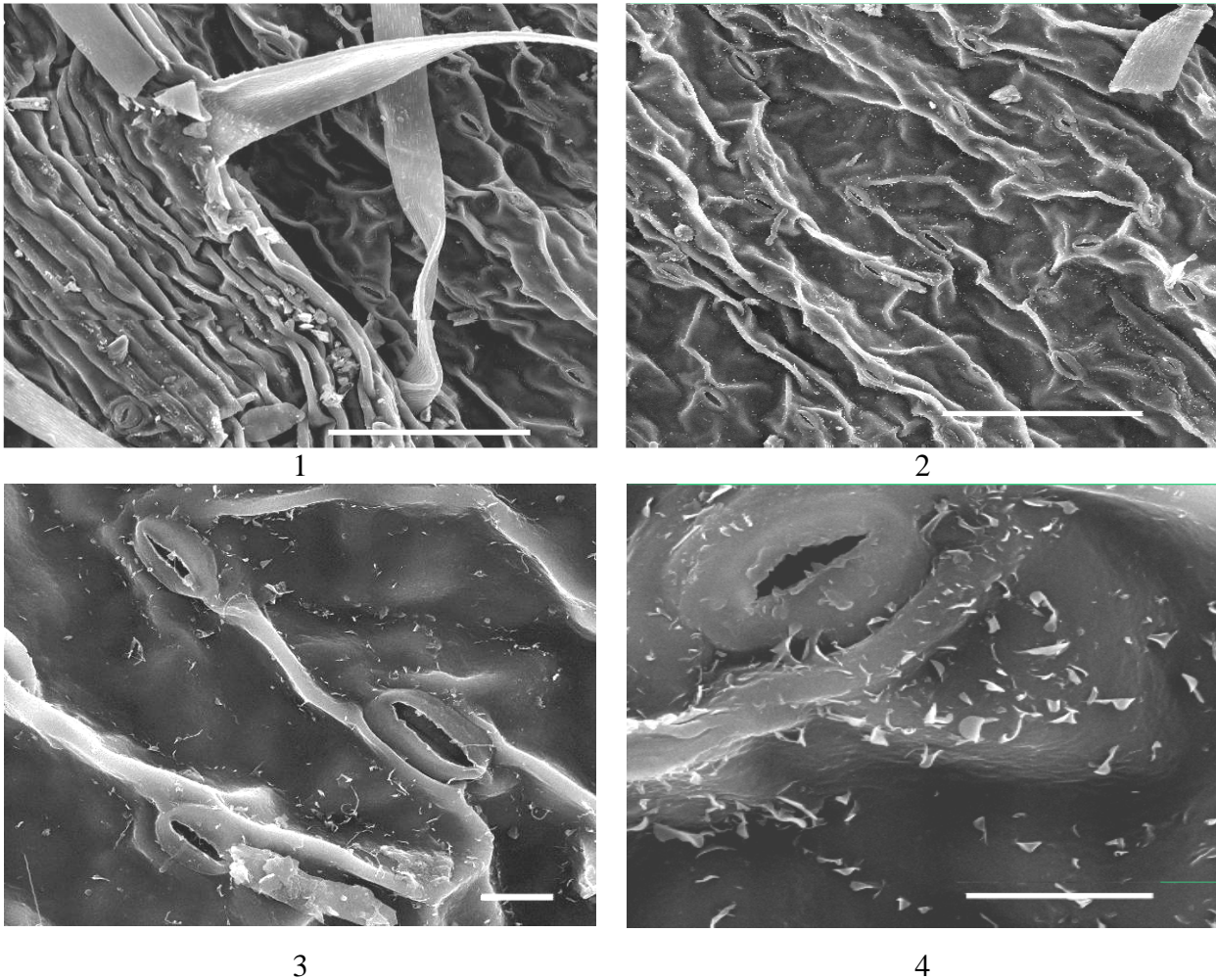


Рис. 2. Ультраструктура поверхні листової пластинки *C. alpina*: 1 – довгі шилоподібні волоски; 1, 2 – остисто-горбкуватий рельєф поверхні; 3, 4 – віск у вигляді пластинок.

Fig. 2. The ultrastructure of the lamina's surface *C. alpina*: 1 – bearded awl-shaped; 1, 2 – bearded-hilly topography of the surface; 3, 4 – laminalike wax.

Абаксиальна поверхня листків *C. alpina*, як і адаксиальна, остисто-горбкувата. За обрисами та проекціями епідермальні клітини нижньої епідерми не відрізняються від таких верхньої епідерми. Також спостерігається просте опушення, що складається з шилоподібних волосків, які щільно розташовані по краю листка та по жилці.

Підсекція *Annuae* (Boiss.) Fed. В результаті дослідження ультраструктури поверхні листків *C. erinus* (рис. 3) встановлено, що адаксиальна поверхня листової пластинки даного виду, на відміну від такої у представників попередніх підсекцій, горбкувато-гладенька, в області жилки зморшкувато-остиста. Листки амфістоматичного типу, продиhi анізоцитного типу розміщені рідко по всій поверхні листка. Обриси клітин не чіткі. Опушення просте, складається з довгих шилоподібних волосків, що дуже густо розміщені по поверхні. На відміну від видів попередніх підсекцій, у даного опушення рівномірно густе по всій поверхні листка. Волоски з бородавчастою поверхнею. Віск відсутній.

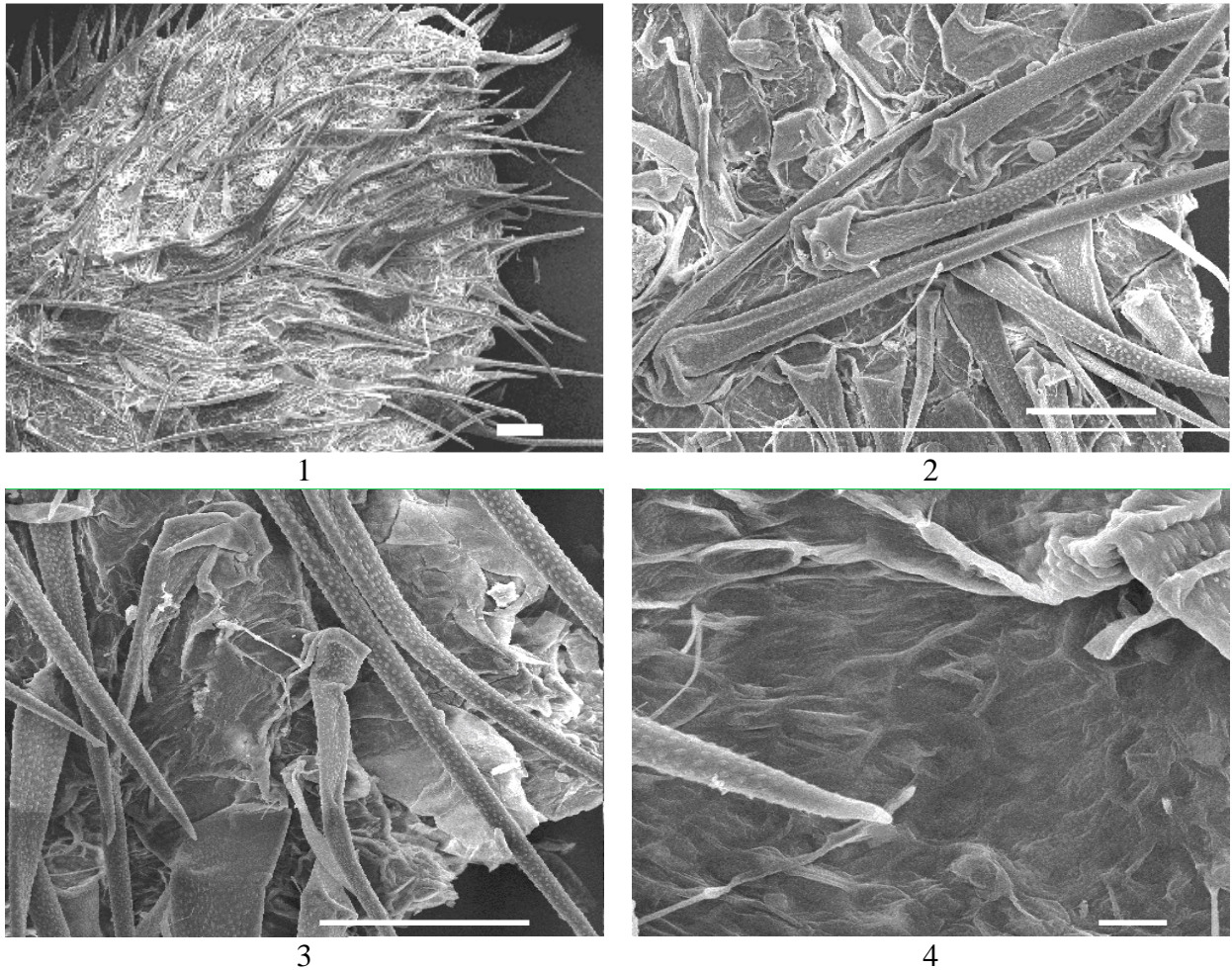


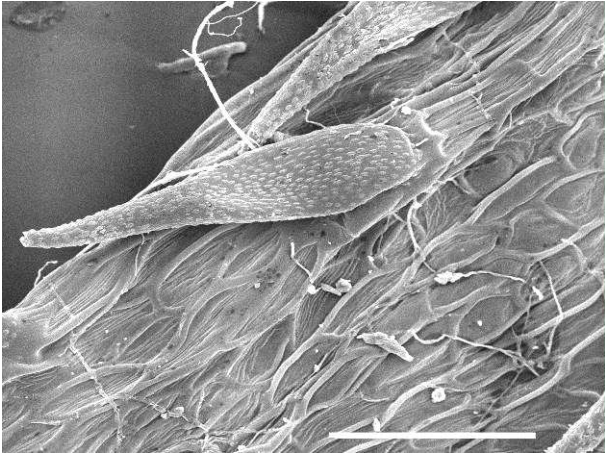
Рис. 3. Ультраструктура поверхні листкової пластинки *C. erinus*: 1-3 – довгі шилоподібні волоски; 4 – горбкувато-гладенький рельєф поверхні.

Fig. 3. The ultrastructure of the laminas' surface *C. erinus*: 1-3 – bearded awl-shaped; 4 – hilly-smooth topography of the surface.

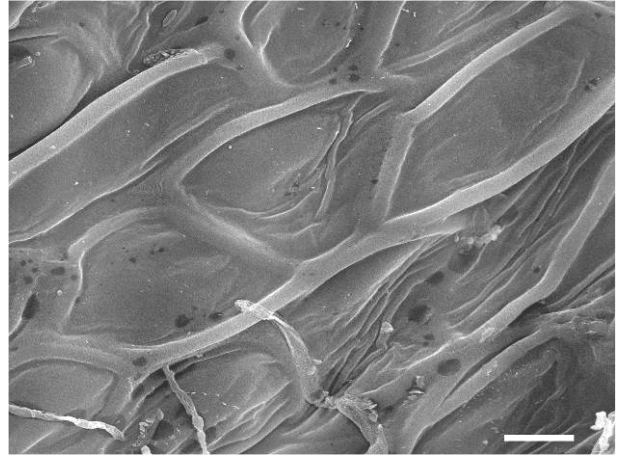
Абаксиальна поверхня листків *C. erinus*, як і адаксиальна, горбкувато-гладенька. За обрисами та проекціями епідермальні клітини нижньої епідерми не відрізняються від таких верхньої епідерми. Також спостерігається просте опушення, що складається з шилоподібних волосків, які щільно розташовані по всій поверхні листка.

Підсекція *Eucodon* (DC.) Fed. Результати дослідження ультраструктури поверхні листкових пластинок *C. latifolia*, *C. trachelium*, *C. bononiensis*, *C. rapunculoides* (рис. 4) показали, що їх адаксиальна поверхня горбкувато-гладенька (*C. latifolia*), сітчасто-остиста (*C. trachelium*, *C. bononiensis*, *C. rapunculoides*), в області жилок зморшкувата.

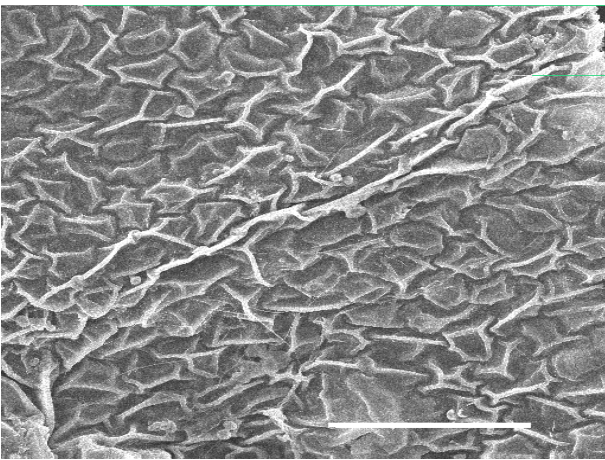
Анізоцитні продиhi рівномірно розміщені по всій поверхні листкових пластинок. Обриси епідермальних клітин звивисті, проекції клітин витягнуті або розпластані. Опушення просте, представлене довгими, короткими (*C. latifolia*, *C. trachelium*) та серповидними (*C. bononiensis*, *C. rapunculoides*) волосками, що характеризуються бородавчастою поверхнею. Листкові пластинки опушені по всій поверхні, густіше по краях та по жилках.



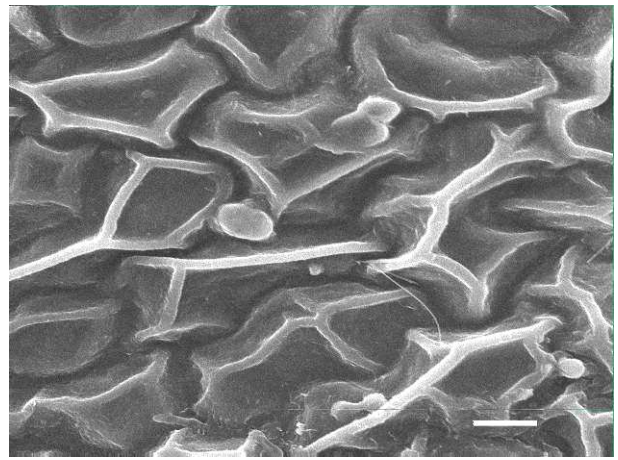
1



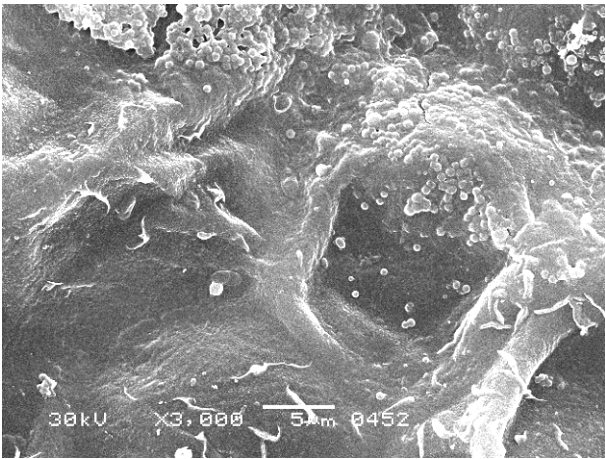
2



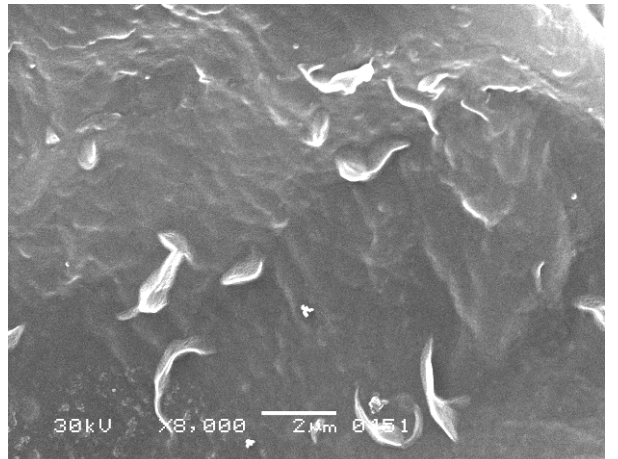
3



4



5



6

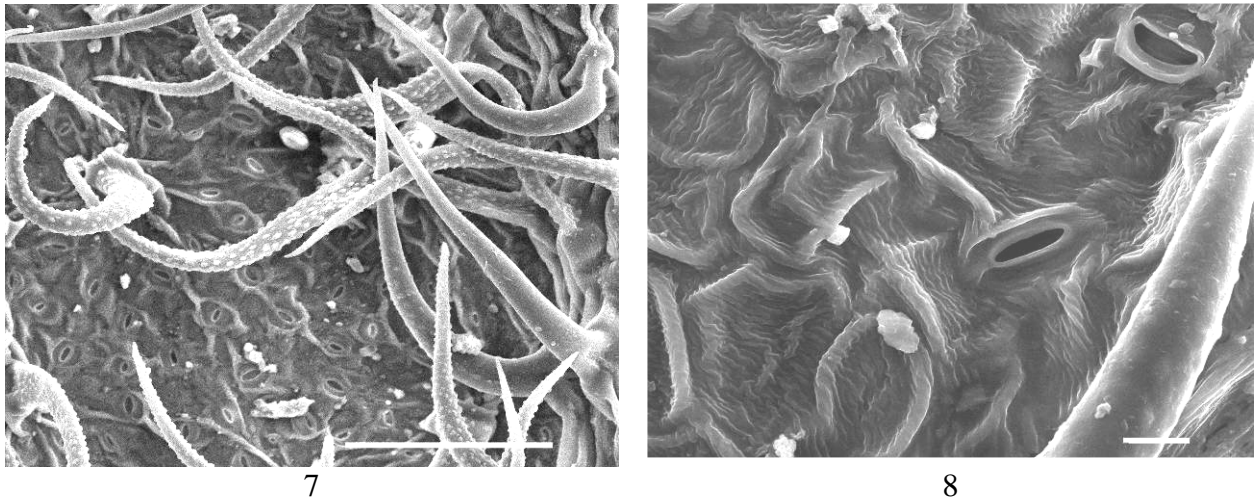


Рис. 4. Ультраструктура поверхні листкової пластинки: 1, 2 – *C. latifolia*; 3-6 – *C. trachelium*; 7, 8 – *C. bononiensis*. Типи рельєфу: 1, 2 – горбкувато-гладенький; 3, 4, 8 – сітчасто-остистий. Типи волосків: 7 – довгі шилоподібні, серпоподібні. Типи воску: 5, 6 – кірки, пластинки.

Fig. 4. The ultrastructure of the laminas' surface: 1, 2 – *C. latifolia*; 3-6 – *C. trachelium*; 7, 8 – *C. bononiensis*. Types of topography: 1, 2 – hilly-smooth; 3, 4, 8 – netted-bearded. Types of hair: 7 – bearded awl-shaped, sickle-shaped. Types of wax: 5, 6 – crusts, laminas.

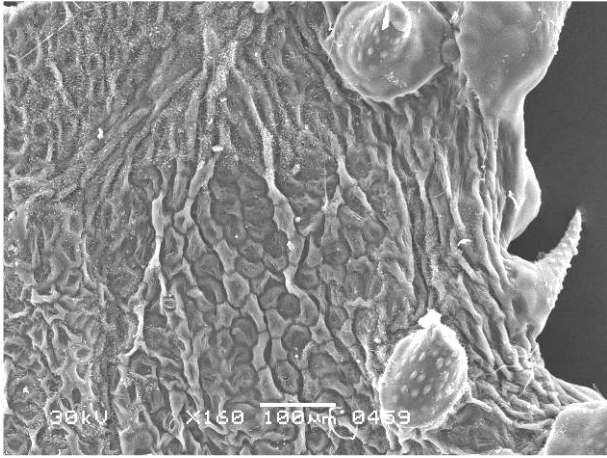
Підсекція *Involucratae* (Fom.) Fed.

У результаті дослідження ультраструктури поверхні листкових пластинок у рослин видів *C. glomerata*, *C. pulchra*, *C. farinosa*, *C. subcapitata*, *C. macrostachya*, *C. cervicaria* (рис. 5) встановлено, що їх адаксиальна поверхня горбкувата (*C. glomerata*), сітчасто-остиста (*C. pulchra*, *C. farinosa*, *C. subcapitata*) та гребнеохоплююча (*C. macrostachya*, *C. cervicaria*). Листки рослин усіх досліджених видів мають потужну кутикулу, анізоцитні продири з добре розвиненим кутикулярним валиком та різні типи кутикулярного воску. Так, у *C. glomerata* та *C. pulchra* по всій поверхні листкових пластинок спостерігаються видовжені, рівнокраї воскові пластинки та кірки, на відміну від видів *C. farinosa* та *C. cervicaria*, у яких віск представлений лише кірками, і видів *C. subcapitata* та *C. macrostachya*, в яких спостерігаються лише воскові пластинки.

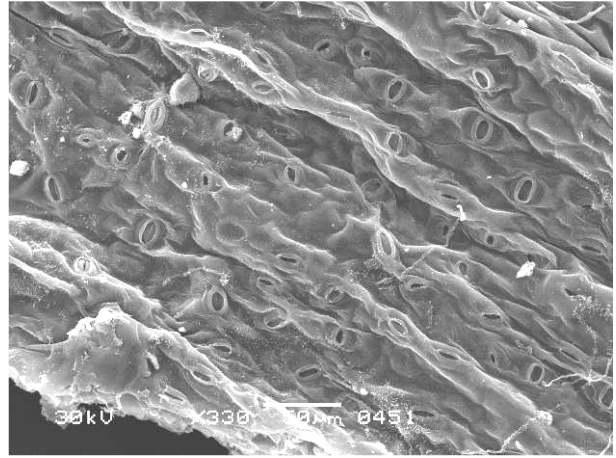
Обриси епідермальних клітин у всіх видів цієї підсекції звивисті, їх проєкції витягнуті (в області середньої жилки) та розпластані (по периферії листка). Опушення листків усіх видів підсекції просте, сформоване короткими шилоподібними та серпоподібними волосками. В результаті дослідження нами встановлено, що волоски у *C. cervicaria* формують густе, у *C. farinosa* – повстисте опушення, рівномірно густо розташоване по всій поверхні листка, а у *C. macrostachya*, *C. subcapitata*, *C. glomerata* волоски на листках містяться розсіяно, інколи густіше по жилках.

Нами встановлено, що у досліджених зразків підсекції *Involucratae* абаксиальна епідерма листків відрізняється від адаксиальної, головним чином, кількісними показниками, такими як більша кількість продирих та виразніша зморшкуватість по жилках.

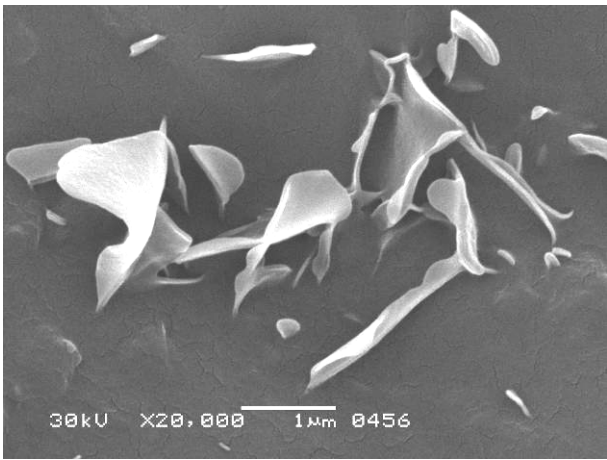
У результаті порівняльного аналізу ультраструктури листкової пластинки представників підсекції *Involucratae* встановлені ознаки: горбкуватий, сітчасто-остистий або гребнеохоплюючий рельєф поверхні, амфістоматичний тип листків, анізоцитні не занурені продири, добре розвинута кутикула, віск у вигляді кірок та/або пластинок, звивисті обриси епідермальних клітин з витягнутими або розпластаними проєкціями, короткі шилоподібні та серпоподібні волоски.



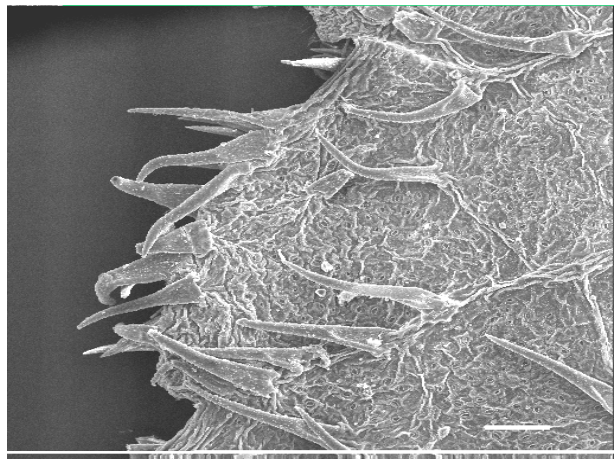
1



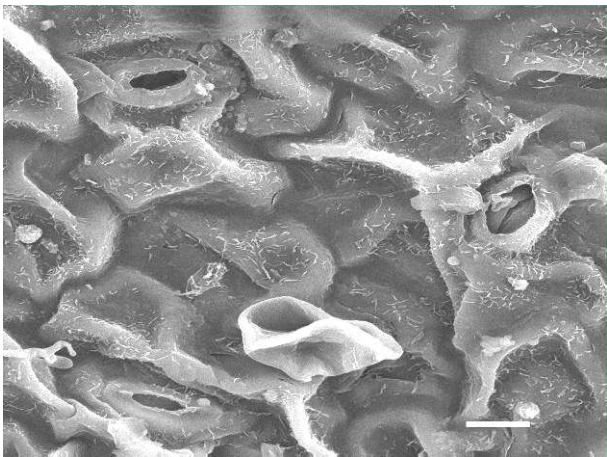
2



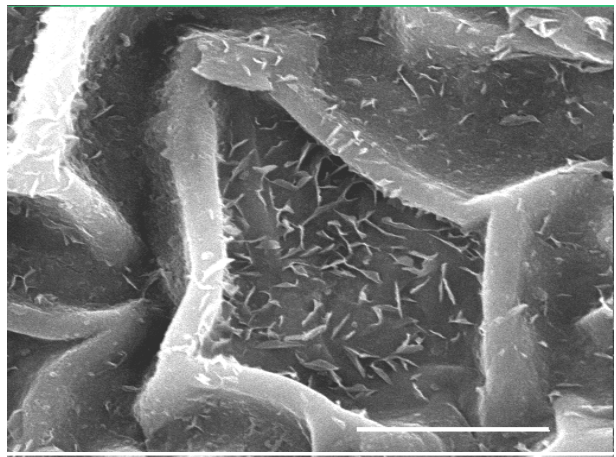
3



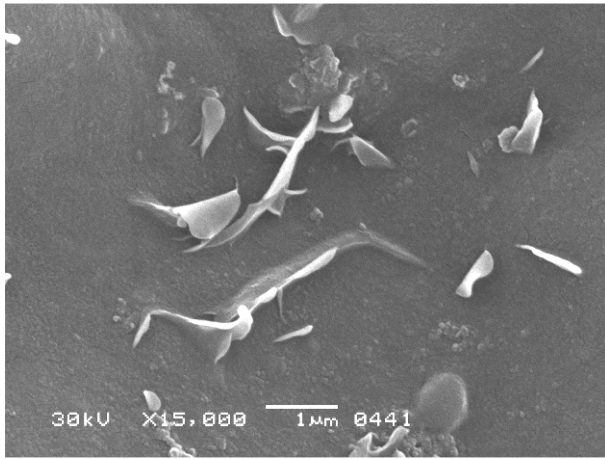
4



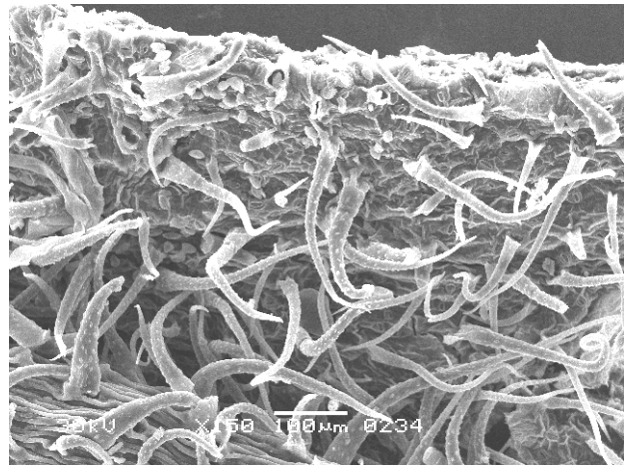
5



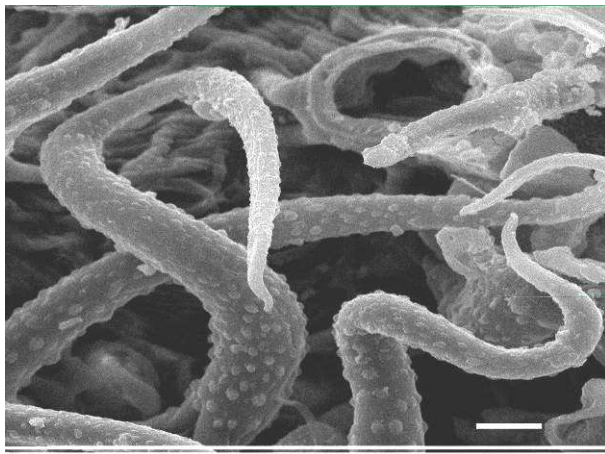
6



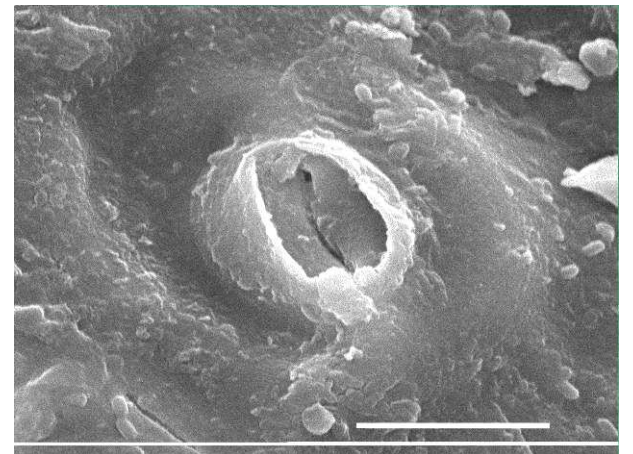
7



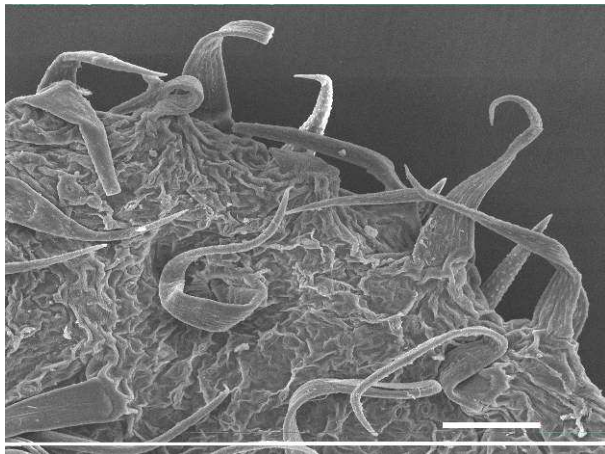
8



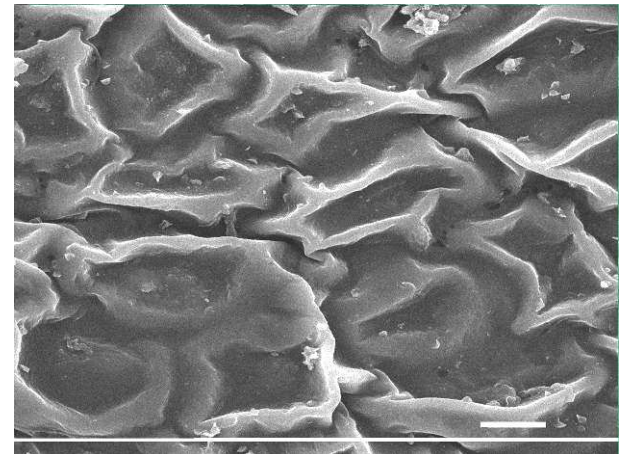
9



10



11



12

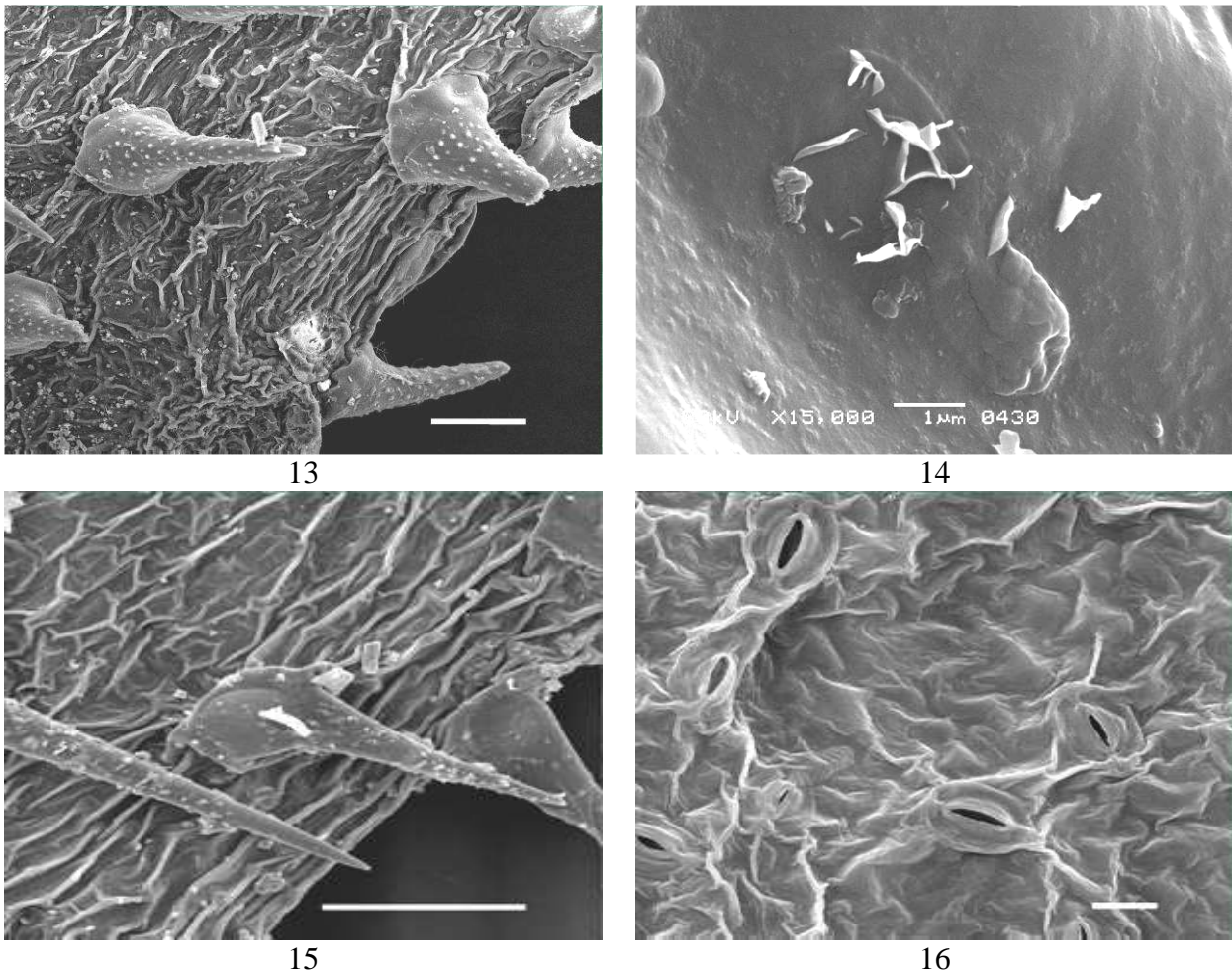


Рис. 5. Ультраструктура поверхні листка: 1-3 – *C. glomerata*; 4-7 – *C. pulchra*; 8-10 – *C. farinosa*; 11,12 – *C. subcapitata*; 13,14 – *C. macrostachya*; 15,16 – *C. cervicaria*. Типи рельєфу: 1 – горбкуватий; 2, 4, 5, 11, 12 – сітчасто-остистий; 13, 15, 16 – гребнеохоплюючий. Типи волосків: 1, 13 – короткі шилоподібні; 4, 11, 15 – довгі шилоподібні; 8, 9 – серпоподібні. Типи воску: 6, 7 – кірки, пластинки; 10 – кірки; 14 – пластинки.

Fig. 5. The ultrastructure of the leaf surface: 1-3 – *C. glomerata*; 4-7 – *C. pulchra*; 8-10 – *C. farinosa*; 11,12 – *C. subcapitata*; 13,14 – *C. macrostachya*; 15,16 – *C. cervicaria*. Types of topography: 1 – hilly; 2, 4, 5, 11, 12 – netted-bearded; 13, 15, 16 – crestencircled. Types of hair: 1, 13 – hoary awl-shaped; 4, 11, 15 – bearded awl-shaped; 8, 9 – sickle-shaped. Types of wax: 6, 7 – crusts, laminas; 10 – crusts; 14 – laminas.

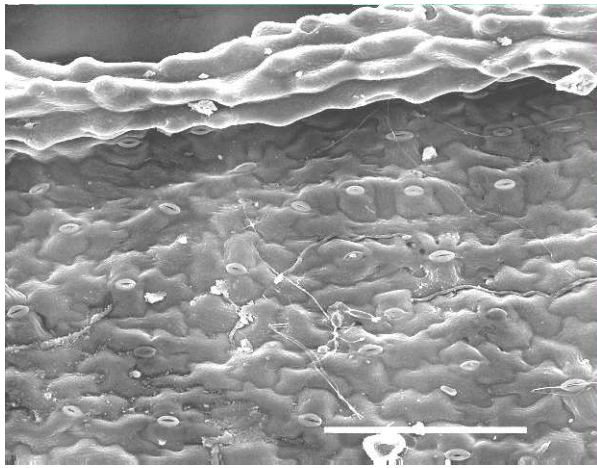
Види даної підсекції відрізняються від інших видів наявністю довгих шилоподібних та серпоподібних волосків.

Підсекція *Heterophylla* (Nym.) Fed. У результаті дослідження ультраструктури поверхні листових пластинок у рослин видів *C. rotundifolia*, *C. kladniana*, *C. napuligera*, *C. polymorpha* (рис. 6) встановлено, що їх адаксиальна поверхня горбкувата (*C. rotundifolia*, *C. kladniana*, *C. napuligera*) або горбкувато-гладенька (*C. polymorpha*).

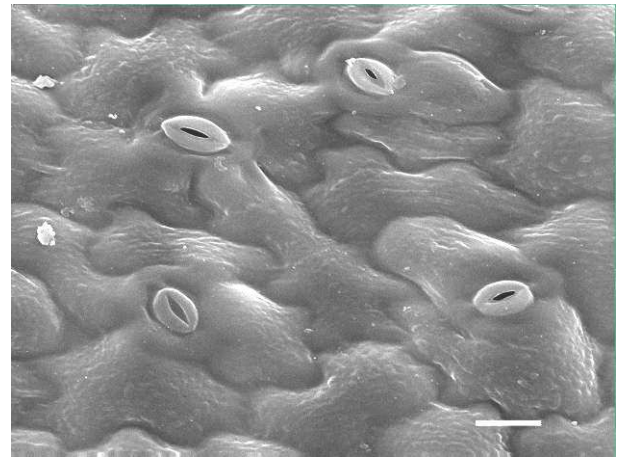
Листки рослини усіх досліджених видів мають добре розвинену кутикулу. Анізоцитні прориди мають добре розвинений кутикулярний валик. Види *C. kladniana*, *C. polymorpha*, *C. napuligera* характеризуються наявністю кутикулярного воску двох типів, у *C. rotundifolia* віск не виявлений. Обриси епідермальних клітин у всіх видів цієї підсекції звивисті, їх проекції варіюють від витягнутих (в області середньої жилки) до розпластаних (по периферії листка). Листки у представників даної підсекції, на відміну від видів попередніх секцій, не мають опушення. Лише у *C. napuligera* спостерігаються поодинокі шилоподібні волоски по краю листка.

В результаті дослідження нами встановлено, що в межах підсекції абаксиальна епідерма листків відрізняється від адаксиальної більшою кількістю продохів та виразнішою зморшкуватістю по жилках.

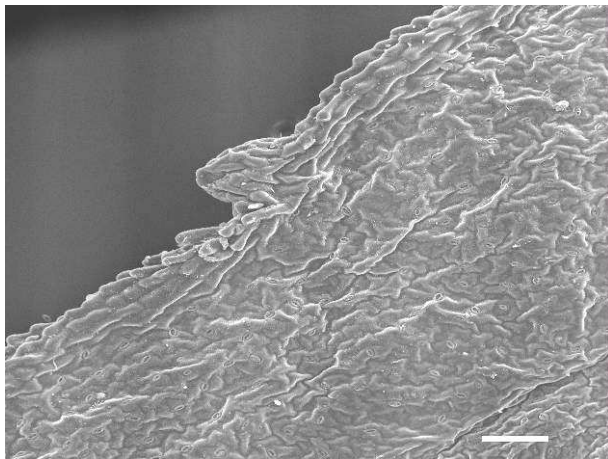
У результаті порівняльного аналізу представників підсекції *Heterophylla* встановлено наступні ознаки: горбкуватий або горбкувато-гладенький рельєф поверхні, амфістоматичний тип листків, анізоцитні не занурені продохи, добре розвинута кутикула, наявність воску (у деяких видів), звивисті проєкції та витягнуті або розпластані обриси клітин та відсутність опушення (крім *C. napuligera*).



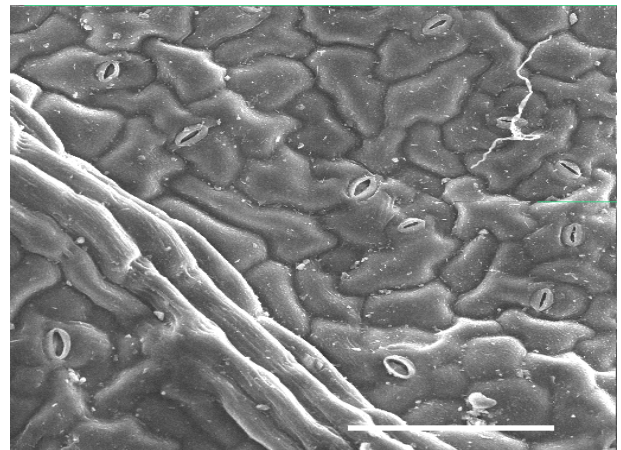
1



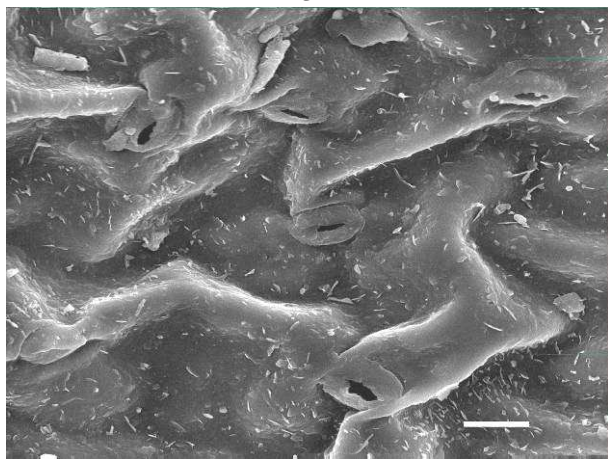
2



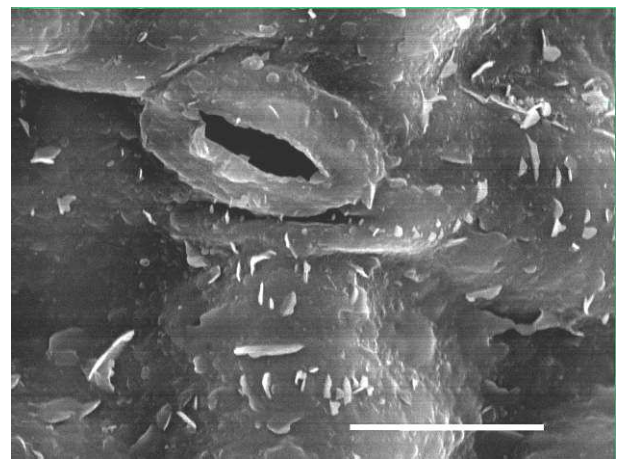
3



4



5



6

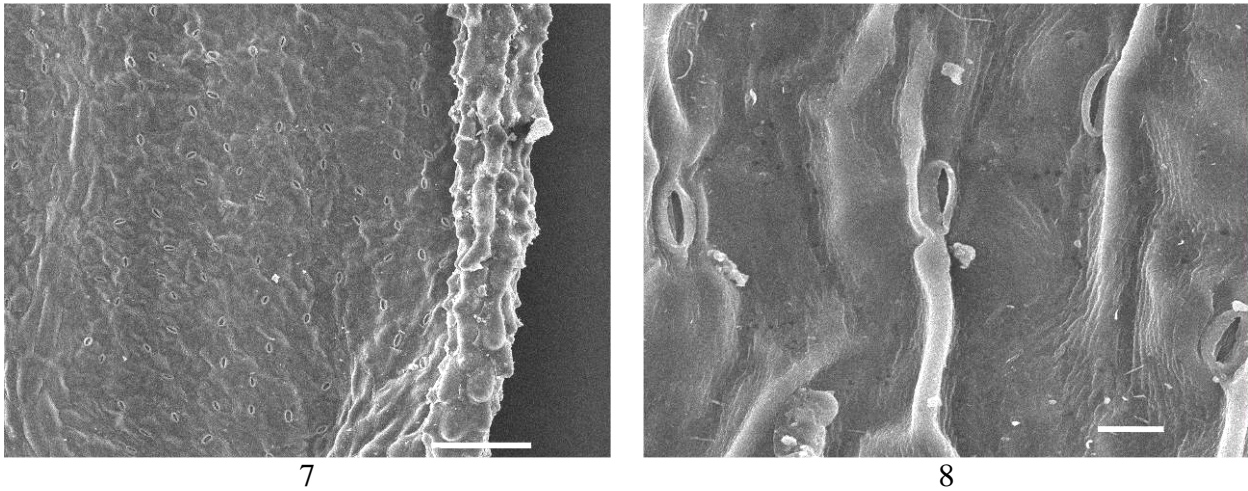


Рис. 6. Ультраструктура поверхні листової пластинки: 1, 2 – *C. rotundifolia* 3, 4 – *C. kladniana*; 5, 6 – *C. polymorpha*; 7, 8 – *C. napuligera*. Типи рельєфу: 1, 2, 3, 4, 7 – горбкуватий; 5, 6 – горбкувато-гладенький. Типи воску: 5, 6, 8 – кірки, пластинки.

Fig. 5. The ultrastructure of the laminas' surface: 1, 2 – *C. rotundifolia* 3, 4 – *C. kladniana*; 5, 6 – *C. polymorpha*; 7, 8 – *C. napuligera*. Типи Types of topography: 1, 2, 3, 4, 7 – hilly; 5, 6 – hilly-smooth. Types of wax: 5, 6, 8 – crusts, laminas.

Отже, в результаті дослідження ми встановили, що представники секції *Medium D.C* характеризуються остистим (*C. elatior*, *C. sibirica*, *C. taurica*), сітчасто-остистим (*C. trachelium*, *C. bononiensis*, *C. pulchra*, *C. farinosa*, *C. subcapitata*), горбкуватим (*C. charkeviczii*, *C. glomerata*, *C. rotundifolia*, *C. kladniana*, *C. napuligera*, *C. talievii*), горбкувато-гладеньким (*C. erinus*, *C. latifolia*, *C. polymorpha*) та гребнеохоплюючим (*C. macrostachya*, *C. cervicaria*) рельєфом. Слід відмітити, що листовка пластинка одного виду (*C. alpina*) має остисто-горбкуватий рельєф.

Нами встановлено, що в межах секції кутикулярний кристалоїдний віск наявний у вигляді кірок (*C. cervicaria*, *C. elatior*, *C. farinosa*, *C. talievii*, *C. taurica*), пластинок (*C. alpina*, *C. subcapitata*, *C. macrostachya*) або кірок і пластинок (*C. bononiensis*, *C. farinosa*, *C. glomerata*, *C. kladniana*, *C. napuligera*, *C. polymorpha*, *C. pulchra*, *C. rapunculoides*, *C. sibirica*, *C. trachelium*). У *C. charkeviczii*, *C. latifolia*, *C. rotundifolia* та *C. erinus* кристалоїдний віск не спостерігався.

Для видів секції *Medium D.C* характерне просте опушення, сформоване довгими та короткими шилоподібними волосками (*C. sibirica*, *C. charkeviczii*, *C. taurica*, *C. elatior*, *C. talievi*, *C. latifolia*, *C. glomerata*), лише довгими шилоподібними волосками (*C. alpina*, *C. erinus*) та серпоподібними волосками (*C. bononiensis*, *C. glomerata*, *C. charkeviczii*, *C. trachelium*, *C. farinosa*, *C. macrostachya*, *C. cervicaria*). Слід відмітити, що у *C. farinosa* волоски на абаксиальній поверхні дуже густі та закручені. У видів *C. polymorpha*, *C. napuligera*, *C. kladniana* та *C. rotundifolia* опушення відсутнє. Поверхня волосків усіх видів бородавчата.

Отже, аналізуючи типи рельєфу поверхні листової поверхні представників шести підсекцій секції *Medium*, ми встановили гребнеохоплюючий, горбкуватий та горбкувато-гладенький типи рельєфу для представників підсекції *Heterophylla*, гребнеохоплюючий, горбкуватий та сітчасто-остистий – підсекції *Involucratae*, горбкуватий та остистий – підсекції *Triloculares*, сітчасто-остистий – підсекції *Eucodon*, остисто-горбкуватий – підсекції *Dasystigma*, горбкувато-гладенький – підсекції *Eucodon* та *Annuae*.

Для видів підсекцій *Annuae*, *Triloculares*, *Involucratae* та *Eucodon* характерне густе опушення, причому у представників першої підсекції воно представлене довгими

шилоподібними волосками, а у останніх трьох – довгими і короткими шилоподібними та/або серпоподібними волосками, для видів підсекцій *Dasystigma*, *Heterophylla* – розсіяне, представлене поодинокими довгими шилоподібними волосками або відсутнє.

У представників підсекцій *Eucodon*, *Heterophylla*, *Involucratae*, *Triloculares* на поверхні листкової пластинки наявні два типи воску (кірки і пластинки), або віск відсутній, причому серед останніх двох підсекцій є представники лише з одним його типом (кірками або пластинками). Відсутній кристалоїдний віск і на листових пластинках представників підсекції *Annuae*, а у видів підсекції *Dasystigma* віск у вигляді пластинок наявний на листових пластинках. Відмінності між представниками підсекцій стосуються типів кристалоїдного воску. У більшості підсекцій (крім *Dasystigma* та *Annuae*) є види, у яких наявні обидва типи воску на листовій пластинці та види, у яких віск відсутній (крім *Dasystigma*, *Involucratae*). В підсекціях *Triloculares*, *Dasystigma*, *Involucratae*, *Campanulastrum* є також види на поверхні листових пластинок лише з одним типом 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. vadae*. Дуже густе опушення абаксальної поверхні закрученими волосками є особливістю одного виду, а саме – *C. farinosa*. Також слід зазначити, що *C. glomerata* та *C. polessica*, *C. bononiensis* та *C. rapunculoides* мають один тип рельєфу, характер опушення, тип волосків та воскових відкладів.

Список літератури

- БАРАНОВА М.А. Классификации морфологических типов устьиц // Ботан. журн. – 1985. – **70**, ¹ 12. – С. 1585–1594.
- БАРАНОВА М.А., ОСТРОУМОВА Т.А. Признаки устьиц в систематике // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Ботаника. – 1987. – **6**. – С. 173–192.
- ВИКТОРОВ В.П., МИРОНОВ Д.В. Нодальная анатомия некоторых видов рода *Campanula* L. // Современные проблемы анатомии растений. Брест, 1996. С. 13.
- ВІСЮЛІНА О.Д. Родина Дзвоників - *Campanulaceae* Juss. // Флора УРСР. – К.: изд. АН УРСР, 1961. – Т. X. – С. 401 – 435.
- ДЖУНШЕР Б.Э., ДЖЕФРИ К.Э. Морфология поверхности растений. – М.: Агропромиздат, 1986. – 160 с.
- ДРЕМЛЮГА Н.Г. Короткі відомості про *Campanula talievii* Juz. Молодь і поступ біології: збірник тез V Міжнародної наукової конференції студентів та аспірантів (12-15 травня 2009 року, м. Львів): в 2-х томах. – Т. 1. – Львів, 2009. – 296 с.
- ДРЕМЛЮГА Н.Г. Про видову самостійність *Campanula subcapitata* M. Рор. Актуальні проблеми ботаніки та екології”. Мат. міжнародної конференції молодих учених (м. Ялта, 21-25 вересня 2010). – Сімферополь. – 2010. – 110.
- ДРЕМЛЮГА Н.Г., ЗИМАН С.М. *Campanula talievii* Juz. – рідкісний ендемічний вид у флорі Криму // Український ботанічний журнал – 2010 – №2. – С. 225-230.
- ЗАХАРЕВИЧ С.Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестн. ЛГУ. – 1954. – ¹ 4. – С. 65–75.
- ЛЬІНСЬКА А.П., ШЕВЕРА М.В. Структура поверхні листків представників родів *Berteroa* DC., *Descurainia* Webb et Berth. та *Capsella* Medic. (*Brassicaceae*) // Укр. ботан. журн. – 2003.– **60**, ¹ 5. – С. 522–528.
- ЛЬІНСЬКА А.П., ШЕВЕРА М.В. Структура поверхні листків представників родів *Lepidium* L. та *Cardaria* Desv. (*Brassicaceae*) // Укр. ботан. журн. – 2004. – **61**, ¹ 2. – С. 115–123.
- МИРОСЛАВОВ Е.А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. – Л.: Наука, 1974. – 120 с.
- ФЕДОРОВ АН.А. Сем. *Campanulaceae* Juss. // Флора СССР. – М.-Л.: АН СССР, 1957. – Т. 24 – С. 176.
- ФЕДОРОВ АН.А. Сем. *Campanulaceae* Juss. // Флора Европейской части СССР – Л.: Наука, 1978. – Т. 24. – С. 219 - 220.
- ФЕДОРОВ АН.А., КИРПИЧНИКОВ М.Э., АРТЮШЕНКО З.Т. Атлас по описательной морфологии в высших растений. Лист. – М.; Л.: АН СССР, 1956. – 303 с.
- ШУЛЬКИНА Т.В., ЗЕМСКОВА Е.А. Числа хромосом и жизненные формы некоторых критичных видов *Campanula* L. // Ботан. журн. – 1983.– **68**, 7. С. 866-876.
- ЭЗАУ К. Анатомия растений. – М.: Мир, 1980. – Т. 12. – 565 с.
- ALCİTERE E., YİDİZ K. Taxonomy of *Campanula tomentosa* Lam. and *C. vardariana* Bocquet from Turkey // Turk. J. Bot. – 2010. –34. – P. 231-240.

- BARTHLOTT W., NEINHUIS C., CULTER D. et al. Classification and terminology of plant epicuticular waxes // Bot. J. Linn. Soc. – 1998. – **126**, N 3. – P. 237–260.
- ЧАКРАВАРТІ С., МУКХЕРЖЕЕ П.К. Studies on *Bupleurum* L. (*Umbelliferae*) in India II. SEM observations of leaf surfaces // Feddes repert. – 1986. – **97**, N 7–8. – P. 489–496.
- DALY G.T. Leaf-surface wax in *Poa colensoi* // J. Exeper. Botan. – 1964. – **15**, N 43. – P. 160–165.
- HALLAM N.D. Growth and regeneration of waxes on the leaves of *Eucalyptus* // Planta. – 1970. – **93**, N 3. – P. 257–268.
- HALLAM N.D., CHAMBERS T.C. The leaf waxes of the genus *Eucalyptus*. L'Heritier // Austr. J. Bot. – 1970. – **18**, N 3. – P. 335–386.
- JAYEOLA A.A., THORPE J.R. Scanning electron microscope study of the adaxial leaf surface of the genus *Calypstrochilum* Kmenzl. (*Orchidaceae*) in West Africa // Feddes repert. – 2000. – **111**. – P. 315–320.
- JUNIPER B.E. The surface of plants // Endeavour. – 1959. – **18**, N 69. – P. 20–25.

Рекомендує до друку
М.Ф. Бойко

Отримано 11.05.2012 р.

Адреса авторів:

¹ Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного¹ НАН
України, вул. Терещенківська, 2 МСП-1, Київ,
01601, Україна

² Київський національний університет
імені Тараса Шевченка
e-mail: natalia.dremluga@bigmir.net
e-mail: oksana_drofa@yahoo.com

Authors' address:

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

² Taras Shevchenko National University of Kyiv,
Ukraine
e-mail: natalia.dremluga@bigmir.net
e-mail: oksana_drofa@yahoo.com