

**ЕПІДЕРМА ЛИСТКІВ ДРІБНОКВІТКОВИХ ПРЕДСТАВНИКІВ  
РОДУ *CLEMATIS* L.**

*І. Б. Ковалишин, аспірант\**,

*А. Ф. Ліханов, кандидат біологічних наук,*

*А. П. Пінчук, кандидат сільськогосподарських наук*

*Національний університет біоресурсів і природокористування України*

*Н. Г. Вахновська, кандидат біологічних наук,*

*Національний ботанічний сад ім. М. М. Гришка НАН України*

*Здійснено дослідження епідерми листків дрібноквіткових ломиносів. Шляхом порівняння форми та розмірів продихів і основних клітин епідерми виявлено ознаки адаптації до умов вирощування. Виконано порівняння кількісних показників продихового апарату *C. heracleifolia*, що зростає у природному ареалі, із тим, що був інтродукований у Кисві.*

*Ключові слова:* дрібноквіткові ломиноси, листова епідерма, основні клітини, продиховий апарат.

Група дрібноквіткових ломиносів охоплює види та культивари, які відрізняються за певними ознаками (довжина пагонів, форма та колір листків і квітів, період цвітіння), що зумовлює широкі можливості для їх використання в озелененні. Ареали об'єктів дослідження (батьківських видів для культиварів) досить неоднорідні: кам'яністі та степові схили, побережжя річок, узлісся, хвойні та листяні ліси.

Найпластичнішим органом рослини є листок. Його будова відображає еколого-кліматичні умови місць виникнення видів і реакцію на середовище, в якому вирощується рослина. В публікаціях В. К. Василевської [8, 9] виділено ознаки, які характеризують потребу рослин у вологозабезпеченні за

---

\* Науковий керівник – кандидат сільськогосподарських наук, доцент А. П. Пінчук.

біометричними показниками листової епідерми. Зокрема, великі нечисельні продихи та гіпостоматичні листки зі звивистими межуючими стінками основних клітин притаманні мезофітам. Натомість дрібні нечисельні продихи та гнуті чи прямолінійні межуючі стінки основних клітин дають підстави вважати рослину ксерофітом.

**Мета дослідження** – визначення особливостей будови епідерми листків представників групи дрібноквіткових ломиносів.

**Матеріали та методика дослідження.** Об'єктами досліджень були дрібноквіткові представники роду *Clematis* L.: *Clematis viticella* L., *C. tibetana* Kuntze, *C. heracleifolia* DC., *C. fargesii* Franch. 'Paul Farges', *C. integrifolia* L. 'Aljonushka', *C. ispahanica* Boiss. 'Zvezdograd' з колекції витких рослин Національного ботанічного саду ім. М. М. Гришка НАН України, та *C. texensis* Buckl. 'Princess Diana', *C. macropetala* Ladeb. 'Maidwell Hall' і *C. alpina* L. 'Pamela Jackman', що зростають на території навчально-дослідного розсадника кафедри лісовідновлення та лісорозведення навчально-наукового інституту лісового і садово-паркового господарства НУБіП України. Для визначення особливостей будови епідерми листків представників групи дрібноквіткових ломиносів використовували відбитки абаксіальної та адаксіальної сторони зрілих листків. Препарати було виготовлено за методом Молотковського – Полаччі [5].

Особливості будови епідерми листків вивчали у проблемній науково-дослідній лабораторії фітовірусології та біотехнології НУБіП України за допомогою мікроскопа Nikon Eclipse E-200 (Japan). Кожен варіант було розглянуто в п'яти повтореннях. Вимірювання лінійних розмірів здійснювалося за допомогою програми Image Pro Premier 9.1 (USA).

Площу продихів визначали за формулою площі еліпса.

$$S = \pi \times a \times b, \quad (1)$$

де  $S$  – площа продиху, мкм<sup>2</sup>;  $\pi$  – число пі (3,14159);  $a$  – половина довжини продиха, мкм;  $b$  – половина ширини продиху, мкм.

Для уточнення форми продихів було визначено їхній стиск за формулою полярного стиску еліпса:

$$\alpha = (a - b) \div a, \quad (2)$$

де  $\alpha$  – полярний стиск еліпса; інші позначення – як у формулі (1).

Щільність продихів характеризує їхню кількість на площі 1 мм<sup>2</sup>:

$$D = n \div S_1, \quad (3)$$

де  $D$  – щільність продихів на 1 мм<sup>2</sup> [шт. × мм<sup>-2</sup>],  $n$  – кількість продихів на знімку, шт.;  $S_1$  – площа знімка, мм<sup>2</sup>, що становить 0,8904 мм<sup>2</sup>.

Продиховий індекс виражає співвідношення кількості замикаючих клітин продихів на одиниці площі з сумою кількості основних клітин епідерми та замикаючих клітин продихів на тій самій площі у відсотках:

$$I = 100 \times 2n \div (2n + m), \quad (4)$$

де  $I$  – продиховий індекс, %;  $2n$  – кількість замикаючих клітин продихів на знімку, шт.;  $m$  – кількість основних клітин епідерми на знімку, шт.

Для порівняння продихового індексу *C. heracleifolia*, інтродукованого в Києві, з аналогічним показником для рослин, що вирощувалися в межах ареалу, використовували формулу, в якій замість кількості замикаючих клітин введено показник кількості продихів:

$$I = 100 \times n \div (n + m). \quad (5)$$

Статистичну обробку даних проводили методом дисперсійного аналізу багатофакторного дослідження за Б. О. Доспеховим [1].

**Результати дослідження.** У всіх досліджуваних видів і культиварів замикаючі клітини продихів оточені клітинами, що не відрізняються від інших клітин епідерми, тобто продиховий апарат аномоцитного типу. Під час поверхневого аналізу препаратів виявлено, що продихи різнонаправлені, овальні та належать до сочевицеподібного типу [3].

Серед представників групи дрібноквіткових ломиносів було виявлено гіпостоматичні рослини (продихи розташовані лише на абаксіальній (нижній) стороні листка): *Clematis viticella*, *C. fargesii* ‘Paul Farges’, *C. heracleifolia*, *C.*

*texensis* ‘Princess Diana’, *C. macropetala* ‘Maidwell Hall’, *C. alpina* ‘Pamela Jackman’. У *Clematis ispahanica* ‘Zvezdograd’ і *C. tibetana* листки амфістоматичного типу (продихи на обох сторонах листка). У *Clematis integrifolia* ‘Aljonushka’ листки гіпостоматичні, але в окремих випадках на адаксіальній стороні трапляються поодинокі продихи (рис. 1).

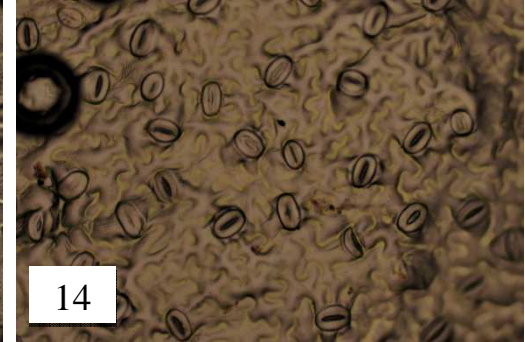
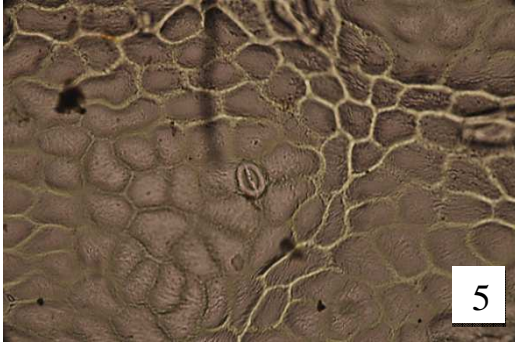
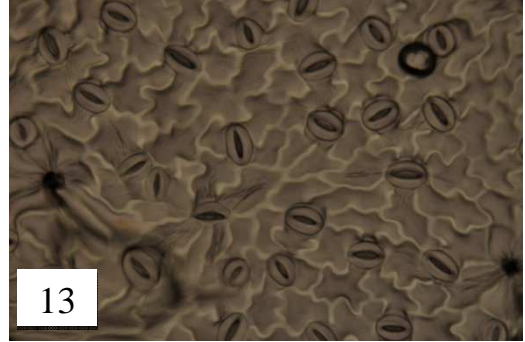
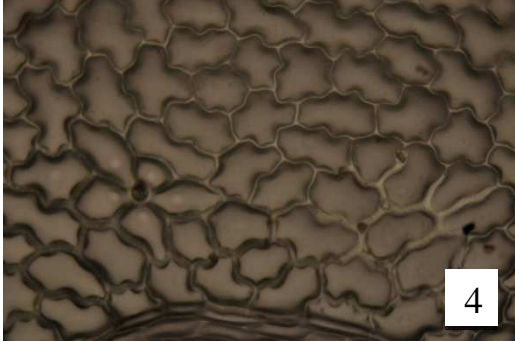
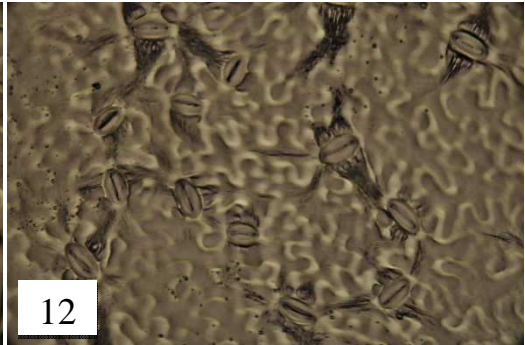
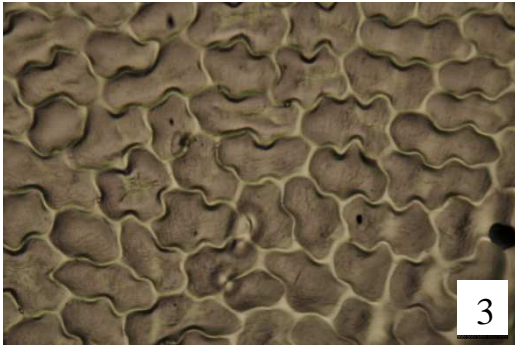
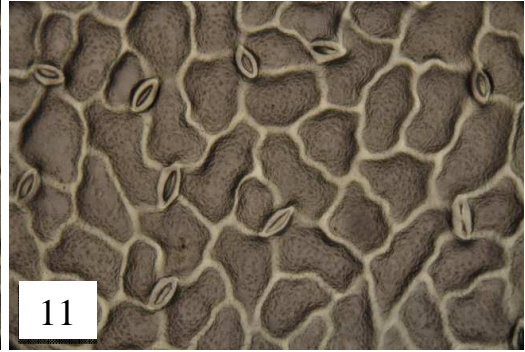
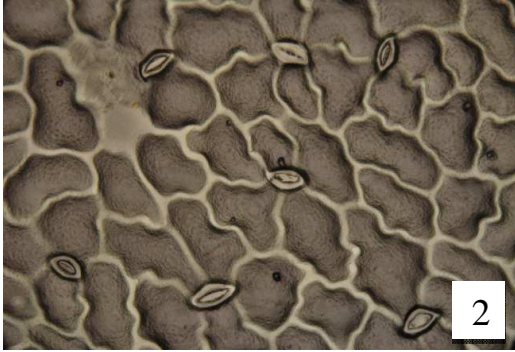
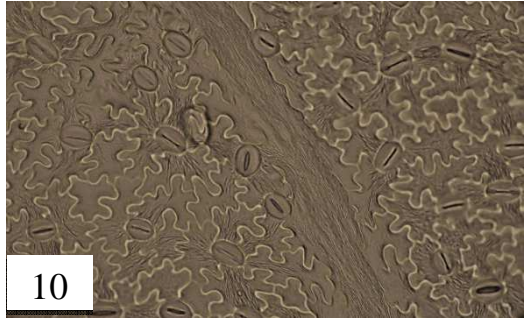
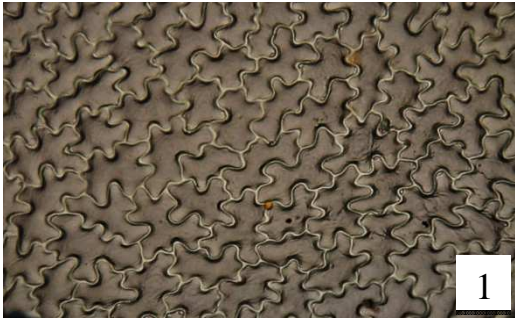
На листках дослідних рослин було виявлено основні клітини з такими типами межуючих стінок:

- кривостінкові типи: *Clematis viticella*, *C. tibetana*, *C. fargesii* ‘Paul Farges’, *C. macropetala* ‘Maidwell Hall’, *C. alpina* ‘Pamela Jackman’ (адаксіальна та абаксіальна поверхня), *C. heracleifolia*, *C. integrifolia* ‘Aljonushka’, *C. texensis* ‘Princess Diana’ (адаксіальна поверхня);
- амебостінкові: *C. heracleifolia*, *C. integrifolia* ‘Aljonushka’ (абаксіальна поверхня листка);
- гнугостінкові: *C. ispahanica* ‘Zvezdograd’ (абаксіальна й адаксіальна поверхня);
- м’ятостінкові: *C. texensis* ‘Princess Diana’ (абаксіальна сторона).

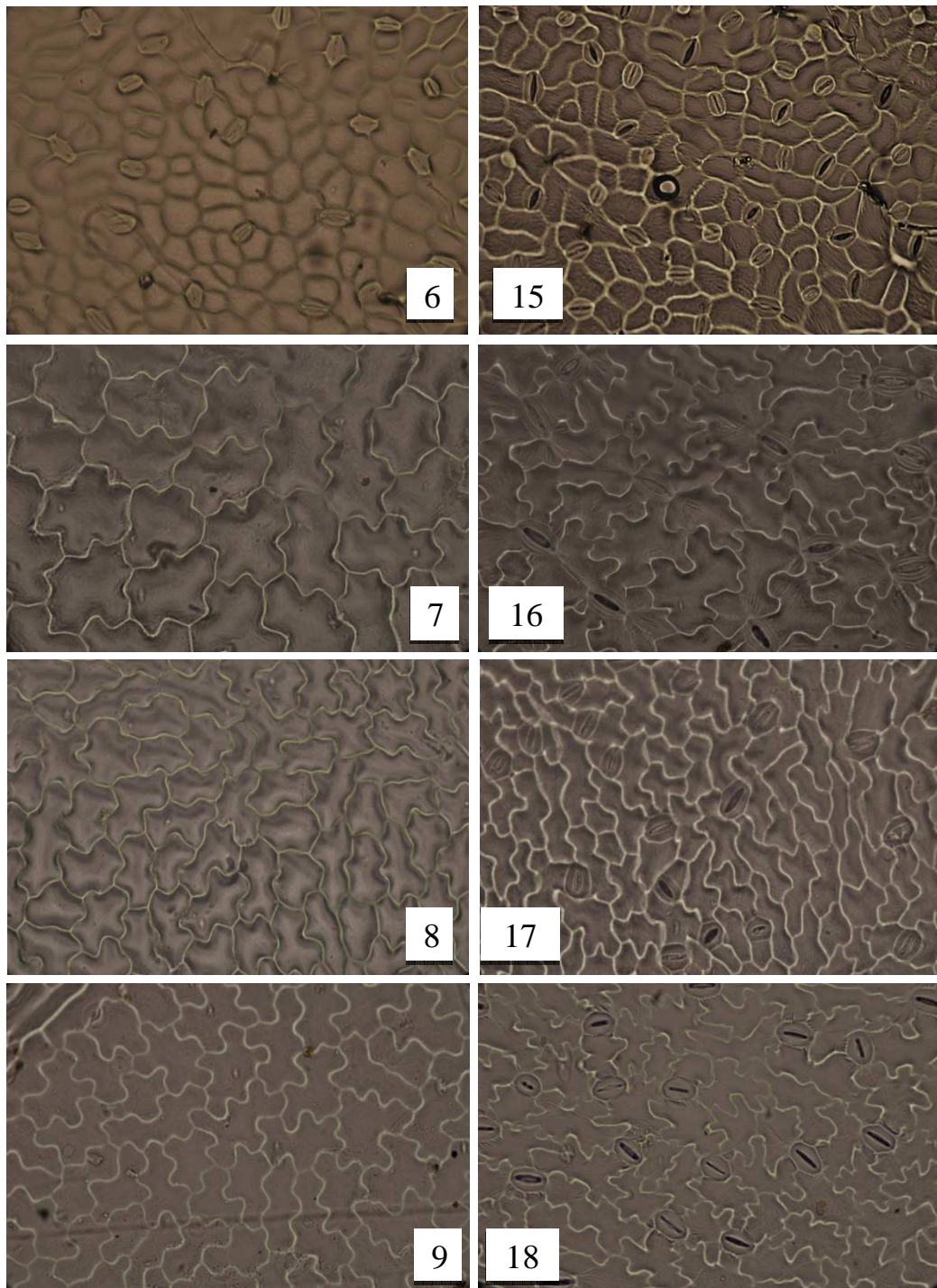
Лінійні розміри продихів на листках дрібноквіткових ломиносів наведено в таблиці. Для порівняння значень було розраховано найменшу істотну різницю [1].

#### Розміри продихів на листках дрібноквіткових ломиносів

Культивар	Епідерма	Ширина, мкм	Довжина, мкм	Площа, мкм <sup>2</sup> (1)
<i>Clematis viticella</i>	абаксіальна	60,3±0,62	78,2±1,49	3705,9±80,21
<i>C. tibetana</i>	абаксіальна	50,4±1,06	94,5±1,96	3748,5±53,81
	адаксіальна	52,9±1,05	93,2±2,16	3206,6±102,12
<i>C. heracleifolia</i>	абаксіальна	52,3±1,48	85,3±1,88	3553,1±70,03
<i>C. fargesii</i> ‘Paul Farges’	абаксіальна	62,0±0,82	86,9±1,81	4236,6±57,35
<i>C. integrifolia</i> ‘Aljonushka’	абаксіальна	55,4±0,80	77,9±1,52	3394,5±85,60
<i>C. ispahanica</i> ‘Zvezdograd’	абаксіальна	66,9±1,63	84,9±2,34	4496,4±106,63
	адаксіальна	52,3±1,36	79,4±1,76	3277,1±66,55
<i>C. macropetala</i> ‘Maidwell Hall’	абаксіальна	65,4±0,79	105,1±1,41	5415,9±121,53
<i>C. alpina</i> ‘Pamela Jackman’	абаксіальна	61,2±0,71	82,8±1,10	4010,9±86,50
<i>C. texensis</i> ‘Princess Diana’	абаксіальна	50,5±0,57	74,9±1,07	2981,1±62,76
	<b>НІР<sub>0,05</sub></b>	2,16	3,57	173,17







**Рис. 1. Фрагменти епідерми листків дрібноквіткових ломиносів (*Clematis* L.):**

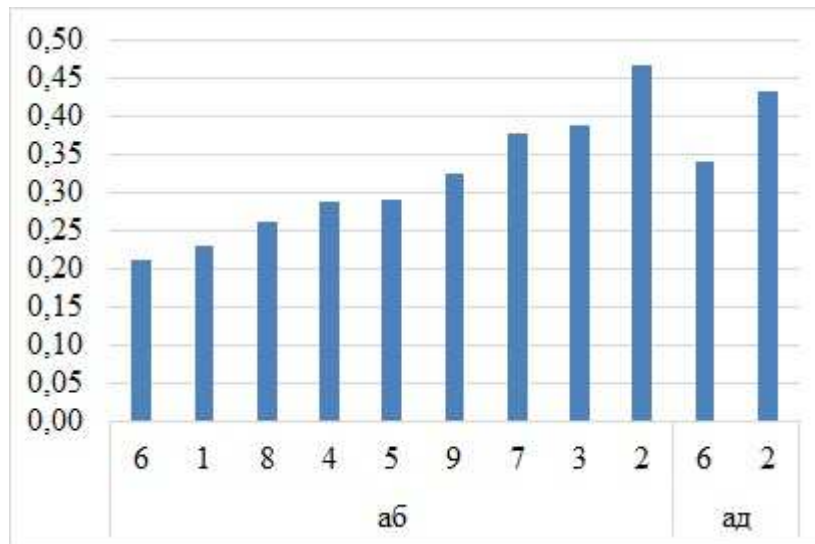
1–9 – адаксіальна поверхня листка; 10–18 – абаксіальна; 1, 10 – *Clematis viticella*;  
 2, 11 – *C. tibetana*; 3, 14 – *C. heracleifolia*; 4, 13 – *C. fargesii* 'Paul Farges';  
 5, 14 – *C. integrifolia* 'Aljonushka'; 6, 15 – *C. ispananica* 'Zvezdograd';  
 7, 16 – *C. macropetala* 'Maidwell Hall', 8, 17 – *C. alpina* 'Pamela Jackman';  
 9, 18 – *C. texensis* 'Princess Diana' (розмір зображень 1160×768 мкм)

Отримані дані засвідчують, що розміри продихів у більшості варіантів істотно відрізняються один від одного (див. табл.). Зокрема, довжина (за  $HP_{0,05}$

= 3,57 мкм) змінюється від  $74,92 \pm 1,07$  мкм (*C. texensis* 'Princess Diana') до  $105,05 \pm 1,41$  мкм (*C. macropetala* 'Maidwell Hall'). Ширина (за  $HP_{0,05} = 2,16$  мкм) варіює від  $50,40 \pm 1,06$  до  $66,86 \pm 1,63$  на абаксіальній поверхні *C. tibetana* та *C. ispahanica* 'Zvezdograd' відповідно. Серед досліджуваних видів та культиварів найбільші продихи було виявлено у *C. macropetala* 'Maidwell Hall' ( $5415,9 \pm 121,53$  мкм<sup>2</sup>), найменші – у трав'янистого *C. texensis* 'Princess Diana' ( $2981,1 \pm 62,76$ ), серед чагарникових рослин – продихи адаксіальної поверхні *C. tibetana* та *C. ispahanica* 'Zvezdograd' ( $3206,6 \pm 102,12$  та  $3277,1 \pm 66,55$  відповідно) та абаксіальної поверхні *C. integrifolia* 'Aljonushka' –  $3394,5 \pm 85,60$ .

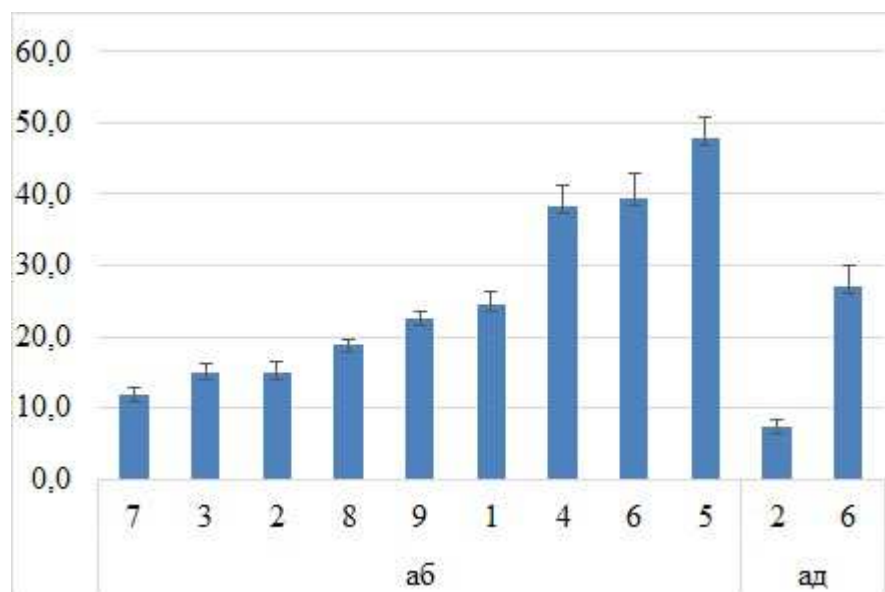
За значенням стиску продихів можна порівнювати їхню форму. Чим менший показник – тим менша різниця між шириною та довжиною продихів, що вказує на більш округлу форму, і навпаки: чим більше значення – тим більш видовженими є продихи. Отже, на абаксіальній поверхні найбільш округлі продихи було виявлено у *C. ispahanica* 'Zvezdograd' (0,212), тоді як для *Clematis tibetana* характерна найбільш видовжена форма (0,467). Беручи до уваги гіпостоматичність листків вищенаведених рослин, слід зазначити, що у сорту *C. ispahanica* 'Zvezdograd' продихи на абаксіальній поверхні листка характеризуються меншим полярним стиском, ніж на адаксіальній (0,212 та 0,341 відповідно), у *C. tibetana* – навпаки (0,467 і 0,433 відповідно) (рис. 2).

Найбільшу щільність продихів було виявлено у *C. integrifolia* 'Aljonushka' ( $47,8 \pm 2,9$  шт  $\times$  мм<sup>-2</sup>), найменшу – на адаксіальній поверхні *C. tibetana* ( $7,4 \pm 0,84$ ), серед гіпостоматичних представників – у *C. macropetala* 'Maidwell Hall' ( $11,9 \pm 1,04$ ) та *C. heracleifolia* ( $14,8 \pm 1,3$ ). Істотна різниця між показниками щільності продихів ( $HP_{0,05} = 4,52$ ) наявна в більшості комбінацій, окрім таких пар: *C. viticella* з *C. ispahanica* 'Zvezdograd' (адаксіальна поверхня листка) і *C. texensis* 'Princess Diana'; *C. tibetana* (абаксіальна) з *C. heracleifolia*, *C. macropetala* 'Maidwell Hall' і *C. alpina* 'Pamela Jackman'; *C. heracleifolia* з *C. macropetala* 'Maidwell Hall' і *C. alpina* 'Pamela Jackman'; *C. fargesii* 'Paul Farges' із *C. ispahanica* 'Zvezdograd' (абаксіальна); *C. alpina* 'Pamela Jackman' із *C. texensis* 'Princess Diana' (рис. 3).



**Рис. 2. Полярний стиск продихів дрібноквіткових ломиносів (2):**

аб – абаксіальна поверхня листка, ад – адаксіальна; 1 – *Clematis viticella*, 2 – *C. tibetana*, 3 – *C. heracleifolia*, 4 – *C. fargesii* ‘Paul Farges’, 5 – *C. integrifolia* ‘Aljonushka’, 6 – *C. ispahanica* ‘Zvezdograd’, 7 – *C. macropetala* ‘Maidwell Hall’, 8 – *C. alpina* ‘Pamela Jackman’, 9 – *C. texensis* ‘Princess Diana’



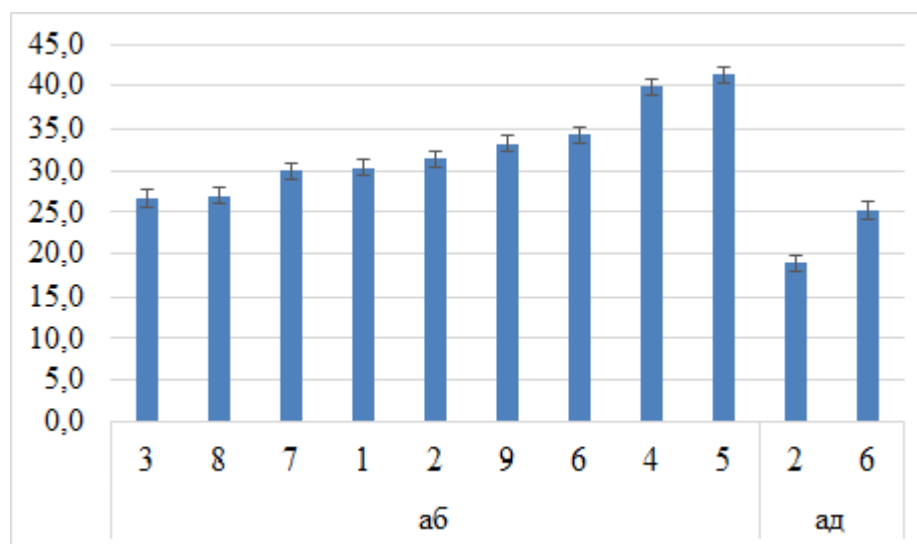
**Рис. 3. Щільність продихів на листках дрібноквіткових ломиносів, шт. × мм<sup>-1</sup> (3):**

аб – абаксіальна поверхня листка, ад – адаксіальна; 1 – *Clematis viticella*, 2 – *C. tibetana*, 3 – *C. heracleifolia*, 4 – *C. fargesii* ‘Paul Farges’, 5 – *C. integrifolia* ‘Aljonushka’, 6 – *C. ispahanica* ‘Zvezdograd’, 7 – *C. macropetala* ‘Maidwell Hall’, 8 – *C. alpina* ‘Pamela Jackman’, 9 – *C. texensis* ‘Princess Diana’

Продиховий індекс досліджуваних рослин коливається в межах 18,9 – 41,3 %. Найбільше значення показника було виявлено в *C. integrifolia* ‘Aljonushka’ (41,3 ± 1,16) та *C. fargesii* ‘Paul Farges’ (39,9 ± 0,90), найменше –



на адаксіальній поверхні *C. tibetana* ( $18,9 \pm 1,58$ ), серед гіпостоматичних рослин – у *C. heracleifolia* ( $26,6 \pm 1,23$ ). Істотної різниці між значеннями цього показника ( $HP = 2,29$ ) не було в таких варіантах: *C. tibetana* (абаксіальна поверхня) з *C. viticella*, *C. ispananica* ‘Zvezdograd’ (абаксіальна), *C. macropetala* ‘Maidwell Hall’ і *C. texensis* ‘Princess Diana’; *C. viticella* з *C. macropetala* ‘Maidwell Hall’ і *C. alpina* ‘Pamela Jackman’; *C. heracleifolia* з *C. ispananica* ‘Zvezdograd’ (адаксіальна) і *C. alpina* ‘Pamela Jackman’; *C. integrifolia* ‘Aljonushka’ з *C. fargesii* ‘Paul Farges’; *C. ispananica* ‘Zvezdograd’ (абаксіальна) з *C. texensis* ‘Princess Diana’; *C. ispananica* ‘Zvezdograd’ (адаксіальна) з *C. alpina* ‘Pamela Jackman’ (рис. 4).



**Рис. 4. Продиховий індекс листків дрібноквіткових ломиносів, % (4):**

аб – абаксіальна поверхня листка, ад – адаксіальна; 1 – *Clematis viticella*, 2 – *C. tibetana*, 3 – *C. heracleifolia*, 4 – *C. fargesii* ‘Paul Farges’, 5 – *C. integrifolia* ‘Aljonushka’, 6 – *C. ispananica* ‘Zvezdograd’, 7 – *C. macropetala* ‘Maidwell Hall’, 8 – *C. alpina* ‘Pamela Jackman’, 9 – *C. texensis* ‘Princess Diana’

Аналіз епідерми листків *C. heracleifolia* (одного з об’єктів дослідження) було проведено Shi Jing-Hua Li та Liang-Qian на основі гербарних зразків [10]. Порівнюючи отримані китайськими вченими результати з даними власних досліджень (5), було встановлено, що різниця у значеннях продихового індексу перебуває в межах похибки (16,7 та 16,8 відповідно). Проте розміри продихів істотно відрізняються ( $31,3 \times 21,0$  і  $85,3 \times 57,2$  мкм відповідно).

**Висновки.** Результати візуального аналізу свідчать про те, що серед об'єктів дослідження є рослини з гіпостоматичним (*Clematis viticella*, *C. fargesii* 'Paul Farges', *C. heracleifolia*, *C. texensis* 'Princess Diana', *C. macropetala* 'Maidwell Hall', *C. alpina* 'Pamela Jackman', *C. integrifolia* 'Aljonushka') та амфістоматичним типом листків (*C. ispahanica* 'Zvezdograd' і *C. tibetana*). У всіх досліджуваних видів і культиварів було виявлено продиховий апарат аномоцитного типу. Продихи різнонаправлені, овальні, сочевицеподібного типу. Основним епідермальним клітинам притаманні межуючі стінки різних типів, які відрізняються залежно від таксономічного положення об'єкта, а також від поверхні листка в межах одного об'єкта.

Найменшу площу продихів було виявлено у трав'янистого культивара *Clematis texensis* 'Princess Diana', найбільшу – в ранньоквітучої чагарникової ліани *C. macropetala* 'Maidwell Hall'. За полярним стиском було визначено, що найбільш видовжені продихи притаманні *C. tibetana*, найбільш округлі – *C. ispahanica* 'Zvezdograd' (абаксіальна поверхня) та *C. viticella*.

Найбільшу щільність продихів та максимальне значення продихового індексу було виявлено у *C. integrifolia* 'Aljonushka', що разом з їхнім невеликим розміром свідчить про ксероморфізацію рослини. Культиварові *C. macropetala* 'Maidwell Hall' властиві найменша щільність та велика площа продихів, що є ознаками потенційних мезофітів. Іншим об'єктам дослідження притаманне комбінування ксеро- та мезофітних ознак, тому для визначення їхньої потенційної посухостійкості доцільно провести додаткові анатомічні дослідження.

Аналіз епідерми листків *C. heracleifolia* (одного з об'єктів дослідження) було проведено Shi Jing-Hua Li та Liang-Qian на основі гербарних зразків [10]. Порівнюючи отримані китайськими вченими результати з висвітленими у статті, було встановлено, що різниця у значеннях продихового індексу (5) перебуває в межах похибки (16,7 та 16,8 відповідно). Проте розміри продихів істотно відрізняються ( $31,3 \times 21,0$  і  $85,3 \times 57,2$  мкм відповідно). Такі результати

можна тлумачити як адаптацію до більш вологих умов вирощування, ніж ареальні.

### Список літератури

1. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта / Б. А. Доспехов. – М. : Колос, 1985. – 351 с.
2. Яковлев Г. П. Ботаника для учителя [Электронный ресурс] / Г. П. Яковлев, Л. В. Аверьянов. – М. : Просвещение, 1996. – Режим доступа: <http://medbiol.ru/medbiol/botanica/0000102a.htm#00208aea.htm>.
3. Жизнь растений : в 6 томах / ред. : А. Л. Тахтаджян, А. А. Федоров. – М. : Просвещение, 1974. – Т. 4 : Высшие растения, 1978. – 513 с.
4. Анели Н. А. Атлас эпидермы листа / Н. А. Анели. – Тбилиси : Мецниереба, 1975. – 110 с.
5. Молотковський Г. Х. Изучение состояния устьиц методом целлюлозных отпечатков / Г. Х. Молотковський // ДАН СССР. – 1935. – Т. 9, № 3 (8). – С. 19–25.
6. Проценко Д. П. Фізіологія рослин / Д. П. Проценко. – К. : Радянська школа, 1958. – 478 с.
7. Ботаника. Руководство к практическим занятиям [Электронный ресурс] / под ред. Е. И. Барабанова, С. Г. Зайчиковой. – ГЭОТАР Медиа, 2013. – 304 с. – Режим доступа: [https://books.google.com.ua/books?id=hPhwvL-qP\\_cC&printsec=frontcover&source=gbs\\_ge\\_summary\\_r&cad=0#v=onepage&q&f](https://books.google.com.ua/books?id=hPhwvL-qP_cC&printsec=frontcover&source=gbs_ge_summary_r&cad=0#v=onepage&q&f).
8. Василевская В. К. Изучение онтогенеза как один из методов экологической анатомии / В. К. Василевская // Проблемы ботаники. – М. ; Л., 1950. – Вып. 1. – С. 264–282.
9. Василевская В. К. Структурные приспособления растений жарких и холодных пустынь Средней Азии и Казахстана / В. К. Василевская // Проблемы современной ботаники. – М. ; Л., 1965. – Т. 2. – С. 5–12.
10. Jinghua Shi. Leaf epidermal feature in Clematis (Ranunculaceae) with reference to its systematic significance [Electronic resource] / Shi Jinghua, Li

Liangqian // *植物学报 (英文版)* (Acta Botanica Sinica). – 2003. – 45 (3). – P. 257–268. – Mode of access: [http://en.cnki.com.cn/Article\\_en/CJFDTOTAL-ZWXB200303001.htm](http://en.cnki.com.cn/Article_en/CJFDTOTAL-ZWXB200303001.htm).

*Проведено исследование эпидермиса листьев мелкоцветковых клематисов. Путем сравнения формы и размеров устьиц и основных клеток эпидермы обнаружены признаки адаптации к условиям выращивания. Осуществлено сравнение количественных показателей устьичного аппарата *C. heracleifolia*, выращенного в ареале естественного распространения, с интродуцированным в Киеве.*

**Ключевые слова:** мелкоцветные клематисы, листовая эпидерма, основные клетки, устьичный аппарат.

*There has been studied leaf epidermis of small-flowered clematis in reseach. The was. Signs of adaptation to growing conditions were identified according to detected differences in size and shape of stromatas and basic epidermal cells. The comparison of *C. heracleifolia* stomatal apparatus quantitative indicators, which was grown in the area of natural distribution and introduced in Kiev has been implemented.*

**Key words:** small-flowered clematis, leaf epidermis, the basic cells, stomatal apparatus.