

О.М. ОПТАСЮК

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
Вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна
linum@ukr.net

ХАРАКТЕРИСТИКА УЛЬТРАСТРУКТУРИ ПОВЕРХНІ ЛИСТКІВ ВИДІВ РОДУ *LINUM* L. ФЛОРИ УКРАЇНИ

Ключові слова: *Linum*, листок, ультраструктура
поверхні, СЕМ, флора України

Дослідження поверхні листка, в т.ч. її ультраструктури, за допомогою сканувального електронного мікроскопа (СЕМ), має важливе значення для характеристики морфологічних ознак, встановлення діагностичних критеріїв, з'ясування екологічних особливостей видів тощо [3, 8, 11, 27—29]. Ультраструктуру поверхні листка представників роду *Linum* L. досі не досліджували, однак результати вивчення на інших об'єктах показали, що ознаки ультраструктури можуть бути діагностичними на різних таксономічних рівнях [6, 7, 18, 23, 25].

Різноманітним аспектам анатомічного дослідження видів роду *Linum*, виконаного здебільшого із застосуванням світлооптичної мікроскопії, присвячено низку праць, в яких викладено загальні дані щодо анатомічної структури представників роду [24, 29], розглянуто особливості анатомічної будови стебла переважно культурних видів роду [9, 20]; анатомічну будову насіння [14, 17], ступінь мінливості анатомічної будови листка льонів під впливом елементів мінерального живлення [10] тощо.

Завдання нашої роботи — дослідити ультраструктуру поверхні листка видів роду *Linum* флори України і з'ясувати можливості використання ознак ультраструктури для систематики роду.

Матеріал та методика досліджень

Матеріал для дослідження (середньостеблові листки гербаризованих рослин) відібрано із зразків, зібраних нами під час експедиційних виїздів 2003—2005 рр., а також гербаріїв Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (КВ), Інституту екології Карпат НАНУ (LWKS). Середню частину пластинки фіксували на столику і напилували тонким шаром золота. Ультраструктуру поверхні вивчали за допомогою СЕМ JSM-35C, JSM-6060 LA, описували із використанням термінології [5, 22, 23], узагальненої з певними модифікаціями. Для критичних видів досліджували матеріал з різних точок ареалу.

Досліджені зразки (подаються за оригінальним текстом етикетки). *L. basarabicum* (Savul. et Rayss) Klokov ex Juz.: Хмельницька обл., Кам.-Подільський р-н, окол. с. Устя. 30.07.2001. Н.В. Скібіцька. № 008748 (LWKS);

© О.М. ОПТАСЮК, 2006

L. czernjajevii Klokov: Донецкая обл., Старо-Бешево, 09.07.1961. О. Дубовик. № 055223 (KW); Сталинская обл., Буденновский р-н, с. Хомутово, запов. «Хомутовская степь». 22.05.1955. Кузнецова. № 055224 (KW); *L. flavum* L.: Харківська обл., Великобурлуцький р-н, с. Кам'янка, 09.07.1964. О. Дубовик. № 050944 (KW); *L. tauricum* Willd.: Крым, Белогорский р-н, с. Белая скала, 08.06.1978. О. Дубовик. № 055236 (KW); Крымская обл., окр. г. Судака, Новый Свет, 22.05.1968. М. Котов. № 055230 (KW); *L. linearifolium* Jav.: Одеська обл., Березівський р-н, с. Косівка, 23.06.1971. О. Дубовик, Л. Крицька. № 055237 (KW); *L. ucranicum* (Griseb. ex Planch.) Czern.: Донецька обл., Слов'янський р-н, с. Закотне, 22.07.1964. С. Смолко № 050880 (KW); *L. nodiflorum* L.: Крым. Байдарская долина, с. Широкое, 02.06.1975. Я.П. Дидух. № 055221 (KW); *L. pallasianum* Schult.: Крым, Судакский л-з, Новый Свет, 06.1973. № 050953 (KW); *L. corymbulosum* Rchb.: Крым, с. Новокленовка, 27.06.1970. Я. Дидух, Л. Вакаренко. № 055213 (KW); *L. tenuifolium* L.: Крым, Гурзуфское л-во, Ялтинский лесхоз, Массандра, 06.1973. Ю.Р. Шеляг-Сосонко, Г.С. Куковиця, Я.П. Дидух. № 055238 (KW); Донецька обл., смт Ларино, 08.06.2004. О. Мороз. № 060985 (KW); *L. trigynum* L.: Ad Pontum: in *Querceto* prope pagum Primorsko, distr. Burgaz., 17.07.1955. N. Vihodzevssky (KW); *L. hirsutum* L.: Харьковская обл., Двуречанский р-н, с. Каменка, 25.06.1951. М. Котов. № 047650 (KW); *L. lanuginosum* Juz.: Крым, близ г. Старый Крым, 17.07.1952. С. Юзепчук, И. Высокоостровская. № 055229 (KW); *L. austriacum* L.: Чернівцька обл., окол. м. Чернівці, правый берег р. Прут, 13.06.1947. Н. Косих № 046990 (KW); Луганская обл., Меловский р-н, заповедник «Стрелецкая степь», 15.06.2004. О.М. Перегрим. № 051298 (KW); *L. marschallianum* Juz.: Крымское гос. зап.-охотн. хоз., Никитская яйла, 26.05.1972. М. Котов. № 55235 (KW); *L. perenne* L.: Херсонская обл., Голопристанский р-н, Черноморский заповедник, 22.06.1983. О.Н. Дубовик. № 055233 (KW); Запорожская обл., Бердянський р-н, с. Осипенково, 21.06.1939. Н. Осадча. № 055615 (KW); *L. squamulosum* Rudolphi: Крым. Севастопольский г/с, пос. Северный, 02.05.1974. О. Дубовик. № 055211 (KW); *L. extraaxillare* Kit.: Закарпатская обл., Раховский округ, г. Близница, 01.08.1948. Е. Брадис, А. Запотова. № 055234 (KW); *L. bienne* Miller: Персія. Энзем, пров. Гилань, 22.05.1893. В. Липа (KW); *L. nervosum* Waldst. et Kit.: Крым. Солнечногорское лес-во, Кара-Тай, 06.1973. Ю.Р. Шеляг-Сосонко, Г.С. Куковиця. № 055231 (KW); Крым, Карадазский природный заповідник, 24.07.2003. І.А. Коротченко, І.А. Тимченко, Т.В. Фіцайло. № 058576 (KW); Донецька обл., смт Ларино, 08.06.2004. О.М. Мороз. № 60983 (KW); Донецкая обл., Новоазовский р-н., зап-к «Хомутовская степь», 06.06.1964. Коробейникова. № 055232 (KW); *L. jailicola* Juz.: Крым. Ялта. Никитская яйла, 22.08.1964. О. Дубовик. № 055219 (KW); Крым, Бабуган-яйла, 12.06.2005. О. Мороз. № 060986 (KW); *L. usitatissimum* L.: окр. г. Харькова. Покатиловка, 01.09.1915. № 055218 (KW); *L. catharticum* L.: Львівська обл., Глинянський р-н, с. Печенія, 01.06.1961. Б. Заверуха, С. Смолко. № 055212 (KW).

Результати дослідження та їх обговорення

Вивчення ультраструктури поверхні листків 23 видів роду *Linum* флори України дало змогу встановити їхні спільні та відмінні ознаки. Епідермальні клітини округлі або видовжені, їх антиклінальні стінки округлі, прямолінійні або звивисті. Контури продихів та основних клітин епідерми чіткі.

Досить стабільною таксономічною ознакою є тип рельєфу листової поверхні [23]. Це підтверджують і результати наших досліджень. За характером рельєфу поверхні досліджувані види ми розподілили на три групи: горбкуватий (16 видів), горбкувато-гребнеподібний (6), сітчастий (*L. nodiflorum*) (таблиця, рис. 1).

Листки усіх представників роду амфістоматичні; продихи загалом орієнтовані паралельно поздовжній осі листка. Тип продихового апарату — парацичний [1, 29]. За характером розташування продихів відносно рівня основних епідермальних клітин встановлено, що у більшості досліджуваних видів продихи містяться на рівні основних епідермальних клітин. Проте у *L. tenuifolium* продихи розташовані нижче рівня основних епідермальних клітин, внаслідок чого вони достатньо захищені від впливу факторів навколишнього середовища і, ймовірно, є результатом пристосування до посуш-

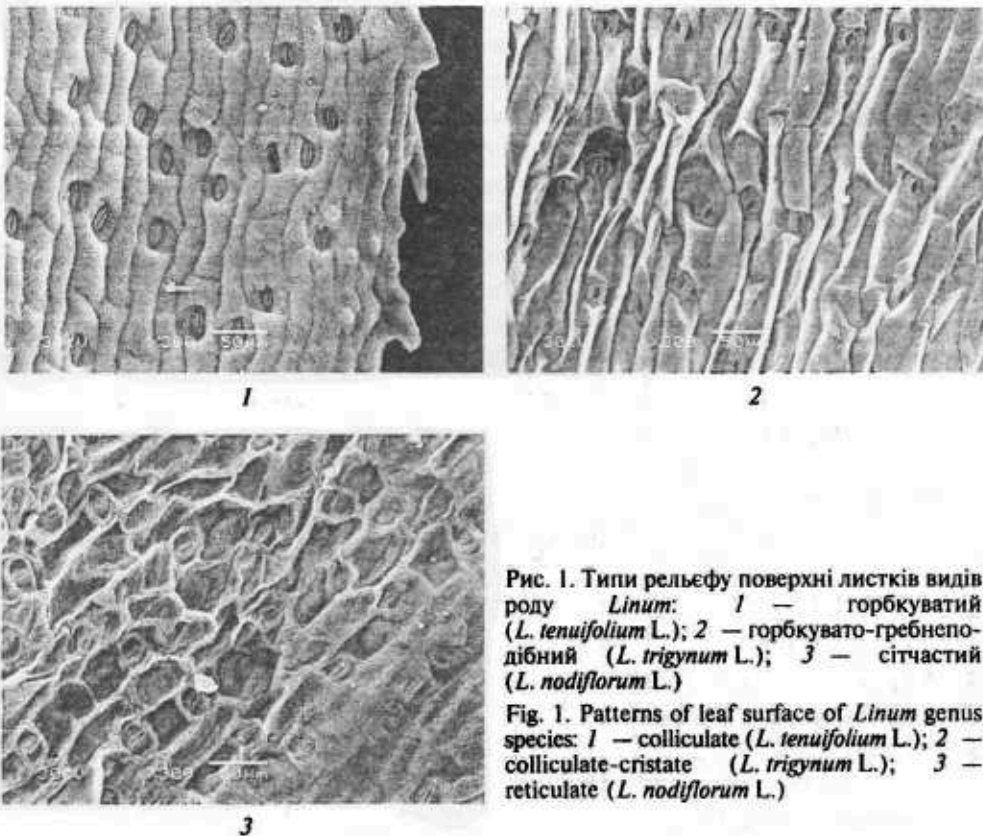


Рис. 1. Типи рельєфу поверхні листків видів роду *Linum*: 1 — горбкуватий (*L. tenuifolium* L.); 2 — горбкувато-гребнеподібний (*L. trigynum* L.); 3 — сітчастий (*L. nodiflorum* L.)

Fig. 1. Patterns of leaf surface of *Linum* genus species: 1 — colliculate (*L. tenuifolium* L.); 2 — colliculate-cristate (*L. trigynum* L.); 3 — reticulate (*L. nodiflorum* L.)

Основні ознаки ультраструктури поверхні епідерми листків видів роду *Linum* L. флори України

Секція / Вид	Тип рельєфу поверхні	Трахоми	Тип воскових відкладів, їх орієнтація
Sect. 1 <i>Sylvestrum</i>			
<i>L. boreobanicum</i>	горбкуватий	відсутні	нерівнокраї різноспрямовані пластинки; кірка
<i>L. sternifolium</i>	»	волоски короткі, товстостінні	нерівнокраї різноспрямовані пластинки; зрідка кірка
<i>L. pallasiatum</i>	»	»	»
<i>L. flavum</i>	»	відсутні	»
<i>L. Ineogrifolium</i>	»	»	»
<i>L. taugiscum</i>	»	»	»
<i>L. israliense</i>	»	»	»
<i>L. nodiflorum</i>	сітчастий	»	»
Sect. 2 <i>Alembicum</i>			
<i>L. anastasiatum</i>	горбкуватий	»	»
<i>L. matschallianum</i>	горбкувато-гребенеподібний	»	»
<i>L. petraeae</i>	горбкуватий	»	»
<i>L. sphaeromium</i>	горбкувато-гребенеподібний	»	»
<i>L. extraxillare</i>	»	»	»
Sect. 3 <i>Linum</i>			
<i>L. biense</i>	горбкувато-гребенеподібний	відсутні	»
<i>L. nevoicum</i>	горбкуватий	волоски, короткі, товстостінні (у окремих рослинах)	нерівнокраї пластинки, орієнтовані паралельними рядами; кірка
<i>L. taificola</i>	»	»	»
<i>L. matissimum</i>	горбкувато-гребенеподібний	відсутні	нерівнокраї пластинки, орієнтовані паралельними рядами; зрідка кірка
Sect. 4 <i>Linopsis</i>			
<i>L. sagumbulosum</i>	горбкуватий	шпички по всій поверхні листка	нерівнокраї пластинки, конусоподібно заокруглені на верхній, орієнтовані паралельними рядами; зрідка кірка
<i>L. tenuifolium</i>	»	шпички лише по краю листкової пластинки	»
<i>L. trigynum</i>	горбкувато-гребенеподібний	»	»
Sect. 5 <i>Dasylinum</i>			
<i>L. hirsutum</i>	горбкуватий	прості волоски довгі, товстостінні	нерівнокраї пластинки, орієнтовані паралельними рядами; зрідка кірка
<i>L. lanuginosum</i>	»	»	»
Sect. 6 <i>Cathartolimum</i>			
<i>L. catharticum</i>	горбкуватий	відсутні	нерівнокраї різноспрямовані пластинки; кірка

ливих умов існування (рис. 1, 1). Дана ознака виявлена вперше і є діагностичною на видовому рівні.

Тип воскових відкладів є діагностичною ознакою і часто використовується як додатковий систематичний критерій [22—25, 27]. Воскові відклади характерні для більшості видів роду *Linum*, часто накопичуються нерівномірно — більшою мірою на адаксіальному боці листка, а також навколо продихів та стику епідермальних клітин (таблиця).

Воскові відклади представлені кристалами дуже різноманітної форми і кіркою, яка є досить одноманітною майже в усіх видів. Кристали, своєю чергою, представлені трьома типами: нерівнокраїми і цілокраїми пластинками різних розмірів та форми і гранулоїдними пластинами. Пластинки воску орієнтовані перпендикулярно до поверхні листка або під різними кутами до неї, співвідношення їх висоти та ширини значно варіює в межах одного виду. Нерівнокраї пластинки — кристали різноманітної форми 1—10 мкм висотою з неправильними, різноманітно надрізними, зубчастими, хвилястими краями (рис. 2, 1); цілокраї пластинки — кристали 1—3 мкм висотою з цілісними краями (рис. 2, 2); гранулоїдні пластини — тип, запропонований нами вперше, — переважно ізодіаметричні, потовщені, округлі, часто з'єднані між собою, розташовуються на поверхні листка під різними кутами (рис. 2, 3).

Кірка — це переважно суцільне покриття значної товщини (часто більше 1 мкм) з більш-менш рельєфною поверхнею [22] (рис. 2, 4). Кірка зосереджена здебільшого на поверхні клітин, біля продихів та в області жилки, а пластинки воску — між ними і навколо продихів. Для *L. marschallianum*, *L. tenuifolium*, *L. basarabicum* та *L. czernjajevii* характерний потужний розвиток воскових відкладів. Встановлено, що наявність або відсутність воску не корелює з іншими ультраструктурними особливостями листків видів роду *Linum*.

У результаті дослідження ультраструктури поверхні листків видів роду *Linum* ми виявили специфічні особливості, які є додатковими діагностичними ознаками на різних таксономічних рівнях. Так, за характером просторової орієнтації кристалів [22] представників роду розподіляємо на три групи, кожна з яких характеризується своєрідним розміщенням пластинок воску:

1) різноспрямовані, в цілому розташовані перпендикулярно до поздовжньої осі епідермальних клітин листка — Sect. *Syllinum* Griseb., *Adenolinum* (Rchb.) Juz., *Cathartolinum* (Rchb.) Griseb. (рис. 2, 1);

2) чітко орієнтовані, розміщені паралельними рядами перпендикулярно до поздовжньої осі епідермальних клітин листка — Sect. *Linopsis* (Rchb.) Engelm., *Linum*;

3) зібрані по кілька в невеликі групки — «розетки», які рівномірно розташовані на поверхні епідерми — Sect. *Dasylinum* (Planch.) Juz. (рис. 2, 4).

Для деяких видів льонів ми виявили специфічну форму воскових пластинок: конусоподібно заокруглені на верхівці (*L. usitatissimum*, *L. extraaxillare*).

На листках досліджених видів роду *Linum* спостерігається два типи трихом: прості одноклітинні волоски різної довжини і товщини (6 видів) та шипики (3 види) (таблиця, рис. 3). У *L. czernjajevii*, *L. pallasianum* (рис. 3, 1)

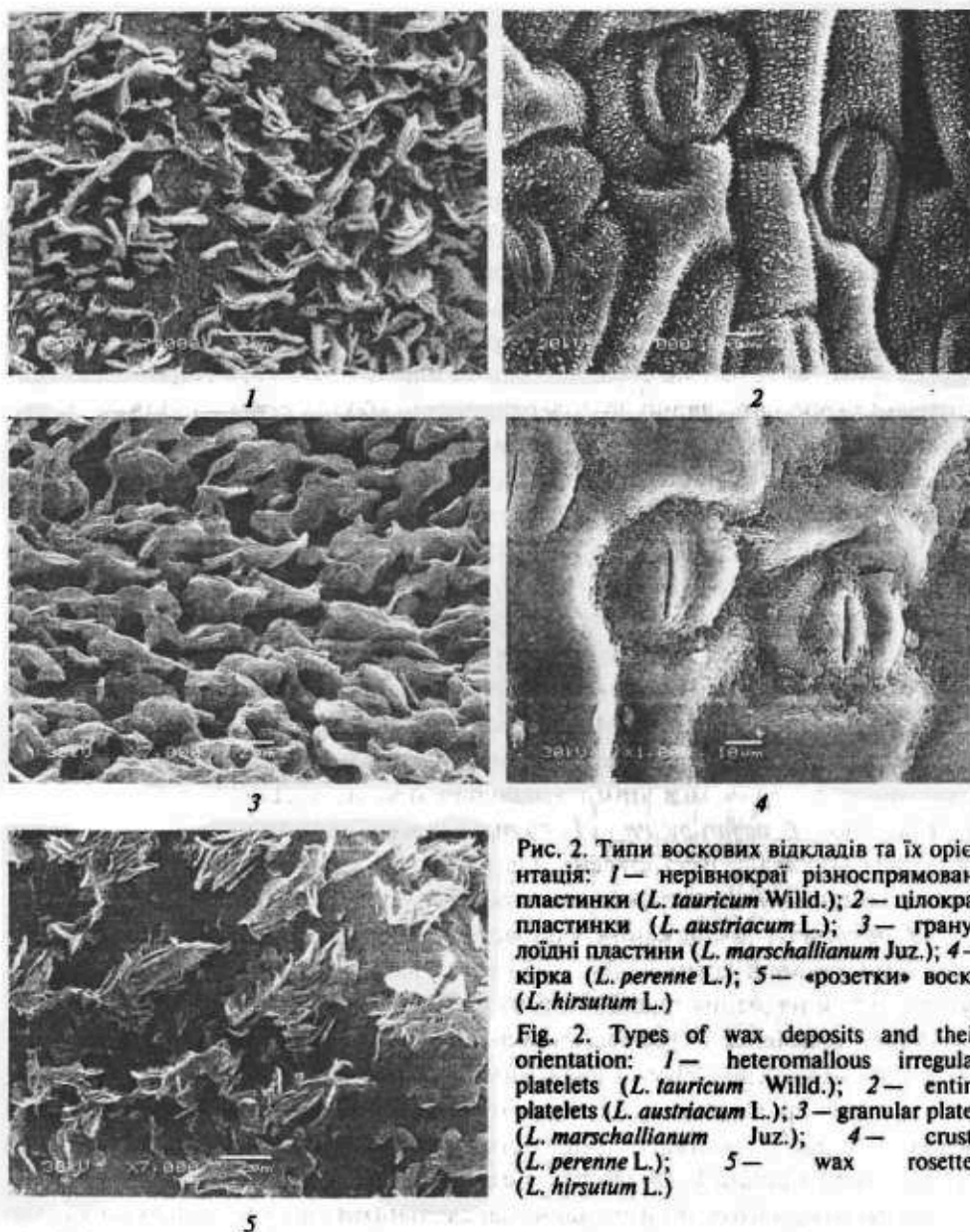


Рис. 2. Типи воскових відкладів та їх орієнтація: 1 — нерівнокраї різноспрямовані пластинки (*L. tauricum* Willd.); 2 — цілокраї пластинки (*L. austriacum* L.); 3 — гранулоїдні пластини (*L. marschallianum* Juz.); 4 — кірка (*L. perenne* L.); 5 — «розетки» воску (*L. hirsutum* L.)

Fig. 2. Types of wax deposits and their orientation: 1 — heteromallous irregular platelets (*L. tauricum* Willd.); 2 — entire platelets (*L. austriacum* L.); 3 — granular plates (*L. marschallianum* Juz.); 4 — crusts (*L. perenne* L.); 5 — wax rosettes (*L. hirsutum* L.)

та в окремих особин *L. nervosum* і *L. jaiilicola* трихоми представлені простими короткими, тонкостінними волосками, що відносно густо розміщуються на поверхні листка.

У морфологічно близьких *L. hirsutum* та *L. lanuginosum* волоски довгі, товстостінні, утворюють густе повстисте опушення, проте у *L. lanuginosum* вони розміщені значно густіше, ніж у *L. hirsutum*.

Шипики спостерігаються в усіх видів секції *Linopsis*, але окремі види відрізняються за формою шипиків та їх розташуванням. У *L. corymbulosum*

поверхня їх нижньої частини чітко ребриста, шипики розміщуються по всій поверхні листка (рис. 3, 3), тоді як у *L. tryginum* і *L. tenuifolium* — вони гладенькі і розташовані лише по краю листка (рис. 1, 1). Види секції *Linopsis* відрізняються між собою також обрисами клітин епідерми: у *L. corymbulosum* вони звивисті, у *L. tryginum* — прямолінійні або звивисті, у *L. tenuifolium* — прямолінійні (рис. 1, 1, 2; рис. 3, 3).

Таким чином, результати досліджень загалом підтверджують цілісність роду *Linum* і його окремих таксономічних груп. Так, здебільшого однорідною є секція *Syllinum*, що виявляється у подібності ультраструктурних ознак поверхні листка: горбкуватий тип рельєфу поверхні, два типи воскових відкладів — нерівнокраї пластинки воску (значно переважають) та, зрідка, кірка (лише у *L. basarabicum* — досить часто) (таблиця). Відокремлене положення серед видів секції *Syllinum* займає *L. nodiflorum* [15]. Для виду характерний сітчастий тип рельєфу (рис. 2, 3) (антиклинальні стінки деформованих клітин утворюють сітку), тоді як для інших видів секції — горбкуватий. Отримані результати наших анатомічних досліджень збігаються з карпологічними даними А. Светлової [17] і підтверджують необхідність розглядати вид у складі монотипної секції *Tubulinum* Svetlova.

Представників секції *Dasylinum* легко ідентифікувати за наявністю своєрідних скупчень пластинок воску — «розеток» [22], які рівномірно розташовуються на поверхні листків (рис. 2, 5). Види даної секції морфологічно досить близькі, що підтверджують і отримані нами дані щодо ультраструктури поверхні листка: вони характеризуються однаковими типами рельєфу (горбкуватий) і трихом (довгі товстостінні волоски). Ці види відрізняються між собою за формою антиклинальних стінок клітин: у *L. lanuginosum* обриси клітин звивисті, тоді як у *L. hirsutum* — прямолінійні або округлі. Для *L. hirsutum*, крім пластинок воску — «розеток», відзначена і кірка, якої немає у *L. lanuginosum*.

Представники секції *Adenolinum* є досить неоднорідними за ультраструктурою поверхні листка. За типами рельєфу поверхні та воскових відкладів усі види секції добре відрізняються між собою (таблиця).

Більшість видів роду за екологічною приуроченістю є ксеромезофітами, що підтверджують і результати наших досліджень ультраструктури поверхні листка. Ознаками ксероморфних форм є густіше опушення (*L. lanuginosum*), ніж мезоморфних (*L. hirsutum*), здатність країв листової пластинки до згортання (Sect. *Adenolinum*, *Linopsis*, *Linum*), наявність ребер і борозенок, куди занурені продихи (горбкувато-гребенеподібний, сітчастий типи рельєфу), редукція площі листка, що знижує транспірацію [2] (Sect. *Adenolinum*, *Linopsis*) тощо.

Види секції *Linum* за особливостями ультраструктури поверхні листка розподіляємо на дві групи. Перша, до якої належать *L. bienne* та *L. usitatissimum*, характеризується горбкувато-гребенеподібним рельєфом, схожими обрисами клітин та відсутністю трихом. У межах групи ці види чітко відрізняються між собою відсутністю у першого і наявністю у другого воскових відкладів (таблиця). Друга група включає *L. jilicola* і *L. nervosum*, які дуже подібні між

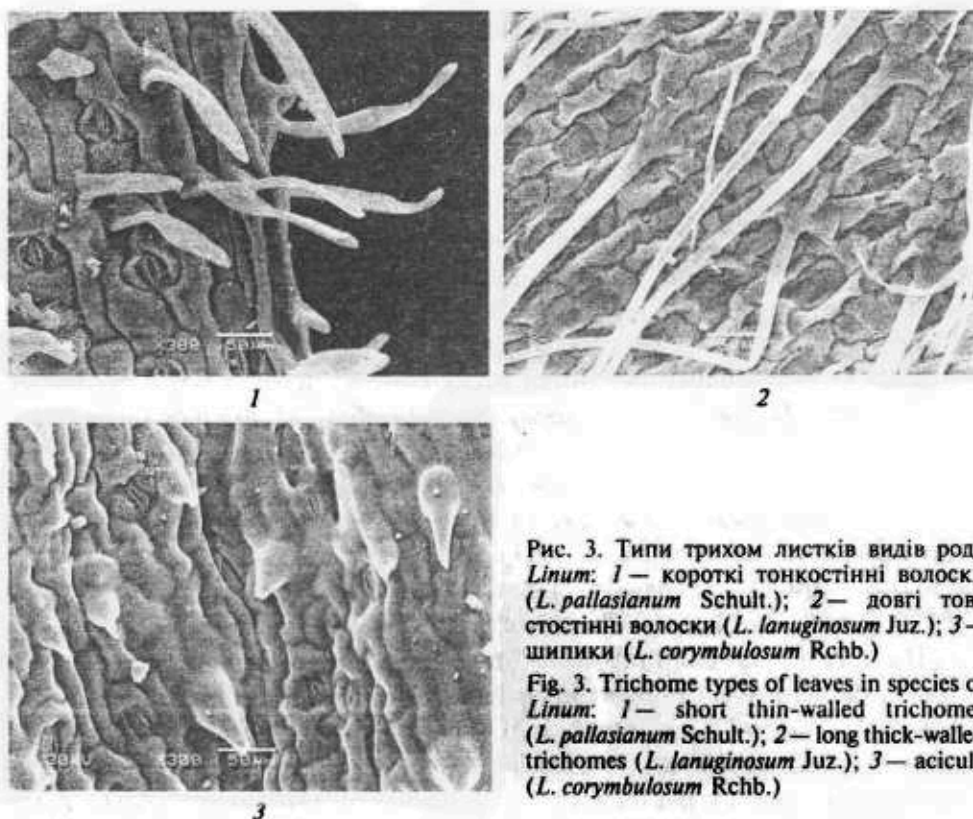


Рис. 3. Типи трихом листків видів роду *Linum*: 1 — короткі тонкостінні волоски (*L. pallasianum* Schult.); 2 — довгі товстостінні волоски (*L. lanuginosum* Juz.); 3 — шипики (*L. corymbulosum* Rchb.)

Fig. 3. Trichome types of leaves in species of *Linum*: 1 — short thin-walled trichomes (*L. pallasianum* Schult.); 2 — long thick-walled trichomes (*L. lanuginosum* Juz.); 3 — acicula (*L. corymbulosum* Rchb.)

собою як за макроморфологічними ознаками, так і за ультраструктурними особливостями листка: характеризуються горбкуватим рельєфом, простими короткими тонкостінними волосками та восковими відкладами у вигляді нерівнокраїх пластинок і кірки. Відміни за ознаками ультраструктури поверхні листків згаданих видів є такими: у *L. jaiolica* клітини епідерми видовжені, обриси прямолінійні або округлі, тоді як у *L. nervosum* клітини округлі, еліптичні, а їхні обриси — прямолінійні або звивисті.

Отже, як показали результати досліджень ультраструктури поверхні листкової пластинки, секція *Linum* є неоднорідною, у її складі чітко вирізняються дві групи видів. До першої включаємо гомостильні види *L. usitatissimum* та *L. bienne*, другої — гетеростильні види *L. nervosum* та *L. jaiolica*. Проведене нами палиноморфологічне дослідження видів роду *Linum* показало відмінність видів цих двох груп за розмірами та щільністю розміщення скульптурних елементів пилкових зерен [12, 13]. Відміни між ними також простежуються і у макроморфологічних ознаках: формі краю чашолистків, кількості жилок на листках, розмірі чашолистків та пелюсток [16], а також життєвій формі, розмірах, кольорі та формі насінини і формі листків.

Уперше на неоднорідність секції *Linum* вказував С.В. Юзепчук [21], виділивши в її складі два морфологічні ряди: ser. *Nervosa* Juz., ser. *Angustifolia*

Juz., проте їх діагноз подано російською мовою, що, за правилами Міжнародного кодексу ботанічної номенклатури [26], не є валідним. За сукупністю макро- та мікроморфолого-анатомічних ознак, у т.ч. і виявлених нами нових, розглянутим групам видів (ser. sensu S. Juzepchuk, nom. invalid.) ми надаємо статус підсекцій і подаємо їх короткий діагноз.

Sect. *Linum*, Егорова, 1996, Фл. Вост. Евр., 9: 355. — *Linum* subgen. *Eulinum* Planch, Ser. *Protolinum* Planch. 1847, London Journ. Bot., 6: 597. — *Linum* sect. *Protolinum* (Planch.) Juz. 1949, Фл. СССР, 14: 92; Доброч. 1955, Фл. УРСР, 7: 51.

Typus: typus genus (*Linum usitatissimum* L.).

Sect. *Linum* subsect. *Linum*. — sect. *Protolinum* Planch. ser. *Angustifolia* Juz., 1949, Фл. СССР, 14: 94, p.p., nom. inval. (descr. ross.). — Доброч. 1955, Фл. УРСР, 7: 53, nom. invalid. — Квіти гомостильні, пелюстки 8–17 мм завд., листки лінійні, лінійно-ланцетні з 1–3 жилками. Одно-, багаторічні рослини.

Typus: typus genus.

Sect. *Linum* subsect. *Nervosa* Optasyuk, subsect. et comb. nov. — *Linum* Sect. *Protolinum* Planch. ser. *Nervosa* Juz., 1949, Фл. СССР, 14: 92. p.p., nom. inval. (descr. ross.); Доброч. 1955, Фл. УРСР, 7: 51, nom. invalid. — Flores heterostyli, petala 15–21 mm lg., folia lanceolata 3–5 nervia. Planta frequens pubescens. Planta perennis. — Квіти гетеростильні, пелюстки 15–21 мм завд., листки ланцетні з 3–5 жилками; рослини часто опушені. Багаторічні рослини.

Typus: *Linum nervosum* Walldst. et Kit. (Optasyuk, hoc loco).

Висновки

Отже, в результаті проведеного дослідження вперше детально описано ультраструктуру поверхні епідерми листків 23 видів роду *Linum* природної флори України;

— виявлено новий тип воскових відкладів — гранулоїдні пластини;

— встановлено спільні (амфістоматичність, продиховий апарат парацитного типу, продихи орієнтовані паралельно поздовжній жилці листка, клітини округлі або видовжені з хвилястими або прямолінійними антиклінальними стінками, контури клітин чіткі, кристалічний тип воскових відкладів) і відмінні (тип рельєфу, тип воскових відкладів, характер орієнтації воскових відкладів, форма пластинок воску та ін.) ознаки ультраструктури листка;

— виявлені додаткові діагностичні ознаки на рівні секцій (тип рельєфу поверхні, орієнтація кристалів воску), на рівні виду (тип рельєфу поверхні, наявність і тип трихом, наявність і тип кристалів воску, розміщення продихів відносно рівня основних епідермальних клітин, форма воскових пластинок);

— вважаємо доцільним розглядати вид *L. nodiflorum* L. у складі секції *Tubulinum*;

— у межах секції *Linum* запропоновано нову номенклатурну комбінацію: subsect. *Nervosa* Optasyuk, subsect. nov.

Подяка. Автор щиро вдячна кандидатам біологічних наук А.П. Гльїнській, М.В. ШEVERІ, мол. наук. співробітнику О.А. Футорній за допомогу та цінні поради під час підготовки рукопису статті.

1. Баранова М.А. Классификации морфологических типов устьиц // Ботан. журн. — 1985. — 70, № 2. — С. 1585 — 1594.
2. Горшкова А.А., Зверева Г.К. Экология степных растений Тувы. — Новосибирск: Наука, 1988. — 177 с.
3. Джунипер Б.Э., Джеффри К.Э. Морфология поверхности растений. — М.: Агропромиздат, 1986. — 160 с.
4. Доброчасва Д.М. Родина Льонови — *Linaceae* Dum. // Флора УРСР. — К.: Наук. думка, 1955. — Т.VII. — С. 46—76.
5. Захаревич С.Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестн. ЛГУ. — 1954. — № 4. — С. 65—75.
6. Лы́нская А.П., Шевера М.В. Структура поверхні листка представників родів *Berteroa* DC., *Descurainia* Webb et Berth. та *Capsella* Medic. (*Brassicaceae*) // Укр. ботан. журн. — 2003. — 60, № 5. — С. 522—528.
7. Лы́нская А.П., Шевера М.В. Структура поверхні листків представників родів *Lepidium* L. та *Cardaria* Desv. (*Brassicaceae*) // Укр. ботан. журн. — 2004. — 61, № 2. — С. 115—123.
8. Кочетова Н.И., Кочетов Ю.В. Адаптивные свойства поверхности растений. — М.: Колос, 1982. — 176 с.
9. Майская С., Михайловская О. Сравнительное анатомическое исследование стебля крымских льнов // Тр. Крым. НИИ. — 1932. — 3, вып. 2. — С. 119—126.
10. Макарова Н.А. Изменение в строении листьев льна при исключении некоторых минеральных элементов из питательного раствора. // Сов. ботан. — 1943. — № 4. — С. 56—62.
11. Мирославова Е.А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. — Л.: Наука, 1974. — 120 с.
12. Мороз О.М., Цимбалюк З.М. Палиноморфологічна характеристика представників секцій *Adenolinum* (Reichenb.) Juz., *Dasylinum* (Planch.) Juz., *Linopsis* (Reichenb.) Engelm. роду *Linum* L. флори України // Укр. ботан. журн. — 2005. — 62, № 5. — С. 666—678.
13. Мороз О.М., Цимбалюк З.М. Палиноморфологічна характеристика представників секцій *Syllinum* Griseb., *Linum*, *Cathartolinum* (Reichenb.) Griseb. роду *Linum* L. флори України // Укр. ботан. журн. — 2005. — 62, № 6. — С. 821—832.
14. Москалева Г.И. Особенности строения склеренхимы семенной кожуры видов рода *Linum* L. (*Linaceae*) // Филогения и систематика растений: Мат-лы VIII Моск. совещ. по филогении раст. — М.: Наука, 1991. — С. 66—68.
15. Оптасюк О.М. Ультраскульптура поверхности листовой пластинки видов рода *Linum* L. флоры Украины // Мат.-лы I (IX) Междунар. конф. молодых ботан. в Санкт-Петербурге (21—26 мая 2006 г.). — С.-Пб., 2006. — С. 178.
16. Оптасюк О.М. Порівняльно-морфологічне дослідження квітки видів роду *Linum* L. // Акт. пробл. ботан., екол. та біотехнол.: Мат-ли міжнар. конф. молодих учених-ботаніків (27—30 вересня, 2006, м. Київ). — К.: Фітосоціоцентр, 2006. — С. 58—60.
17. Светлова А.А. Новая секция рода *Linum* (*Linaceae*) // Ботан. журн. — 2006. — 91, № 2. — С. 308—313.
18. Ситник К.М., Лы́нская А.П., Шевера М.В. Трансформація поверхнєвої структури листків *Muargrum perfoliatum* (*Brassicaceae*) при зростанні в умовах антропогенного тиску // Екол. і ноосферол. — 1998. — 4, № 1—2. — С. 6—11.
19. Эзау К. Анатомия растений. — М.: Мир, 1980. — Т. 1—2. — 565 с.
20. Яковлев М.С. Анатомическая характеристика некоторых типов льна в их онтогенетическом развитии // Ботан. журн. СССР. — 1936. — 21, № 1. — С. 48—75.
21. Юзенчук С.В. Сем. Льновые — *Linaceae* Dumort. // Флора СССР. — М.; Л., 1949. — Т. 14. — С. 84—146.
22. Barthlott W., Neinhuis C., Cutler D. et al. Classification and terminology of plant epicuticular waxes // Bot. Journ. Linn. Soc. — 1998. — 126, № 3. — P. 237—260.
23. Chakrabarty C., Mukherjee P.K. Studies on *Bupleurum* L. (*Umbelliferae*) in India II. SEM observations of leaf surfaces // Feddes Repert. — 1986. — 97, N 7—8. — P. 489—496.

24. Hallam N.D., T.S. Chambers. The leaf waxes of the genus *Eucalyptus* L'Heritier. // Austr. Journ. Bot. — 1970. — 18, N 3. — P. 335—386.
25. Husain T., Paul S.R. SEM study of the leaf epidermis in Indian species of *Ixora* L. (*Rubiaceae*) // Feddes Repert. — 1991. — 102. — P. 75—86.
26. International Code of Botanical Nomenclature (Saint Louis Code) adopted by the Sixteenth International Botanical Congress St. Louis, Missouri, July — August 1999. — Königstein: Koeltz Scientific Books, 2000. — xviii + 474 p. (Regnum Vegetabile, Vol. 138).
27. Jayeola A.A., Thorpe J.R. A Scanning Electron Microscope Study of the Adaxial Leaf Surface of the Genus *Calyptrorchilum* Kmenzl. (*Orchidaceae*) in West Africa // Feddes Repert. — 2000. — 111. — P. 315—320.
28. Kulshreshtha K., Ahmad K.J. Cuticular ornamentations in some genera of *Euphorbiaceae* // Feddes Repert. — 1992. — 103, № 5—6. — P. 317—326.
29. Metcalfe C.R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledones. — Oxford: Univ. Press, 1950. — Vol. I—II. — 1500 p.

Рекомендує до друку
С.Л. Мосякін

Надійшла 29.03.2006

О.М. Оптасюк

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

ХАРАКТЕРИСТИКА УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ПОВЕРХНОСТИ ЛИСТЬЕВ ВИДОВ РОДА *LINUM* L. ФЛОРЫ УКРАИНЫ

Впервые с помощью сканирующего электронного микроскопа исследована ультраструктура поверхности эпидермы листьев 23 видов рода *Linum* флоры Украины. Установлены общие (амфистоматичность; продольная ориентация устьиц; кристаллический и корковый типы восковых отложений; паразитный тип устьичного аппарата) и специфические признаки ультраструктуры листа исследуемых видов рода. Большинство из них являются дополнительными диагностическими признаками на уровнях секции (тип рельефа поверхности, ориентация кристаллов воска), вида (тип рельефа поверхности, наличие и тип трихом, кристаллов воска, расположение устьиц относительно уровня основных эпидермальных клеток, форма восковых пластинок).

Ключевые слова: *Linum*, лист, ультраструктура поверхности, SEM, флора Украины

О.М. Optasyuk

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

CHARACTERIZATION OF ULTRASTRUCTURE OF THE LEAF SURFACE IN SPECIES OF THE GENUS *LINUM* L. IN THE UKRAINIAN FLORA

For the first time the surface ultrastructure of leaf epidermis of 23 species of the genus *Linum* in the flora of Ukraine was studied using SEM. Both common (amphystomatic features, longitudinal arrangement of stomata, crystalloid and crusts types of wax deposits; paracytic type of stomata) and specific characteristics of the leaf ultrastructure of the studied species have been revealed. Most of them are additional diagnostic characters on the sectional level (surface relief type, spatial alignment of wax crystalloids) and the species level (surface relief type, presence and type of trichomes, presence and type of wax crystalloids, arrangement of stomata relative to the level of basal epidermal cells, and shape of wax platelets).

Key words: *Linum*, leaf, surface ultrastructure, SEM, flora of Ukraine