

УДК 581.4:581.144.4:582.573.21(238.12)

А.І. ЖИЛА, М.М. МАРИНЮК

Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України
Україна, 01014 м. Київ, вул. Тімірязєвська, 1

МАКРО- ТА МІКРОМОРФОЛОГІЧНА БУДОВА ЛИСТКІВ ДЕЯКИХ ВИДІВ РОДУ *PHAEDRANASSA RAVENNA* (*AMARYLLIDACEAE*), ПОВ'ЯЗАНА З ВИСОТОЮ ЗРОСТАННЯ

Мета — дослідити епідерму листкової пластинки у рослин трьох гірських видів роду *Phaedranassa Ravenna*, які відрізняються за розміщенням за висотним градієнтом в Андах.

Матеріал та методи. Об'єкти дослідження — рослини *P. cinerea Ravenna*, *P. dubia* (Kunth) J.F. Macbr., *P. tunguraguae Ravenna*. Поперечні зрізи листків робили безпечною бритвою від руки за загальноприйнятими методиками. Морфометричні дослідження продихового апарату та основних епідермальних клітин проводили на відбитках епідерми, знятих із живих рослин методом реплік з використанням безколірного лаку. У дослідженні використовували світловий та скануючий мікроскопи. Для характеристики форми епідермальних клітин застосували класифікацію С.Ф. Захаревича (1954), для характеристики продихового апарату — морфологічну класифікацію М.А. Баранової (1985).

Результати. Визначено індекс листка рослин досліджених видів. Описано рельєф кутикулярної поверхні на абаксіальному та адаксіальному боці листка. Наведено і проаналізовано дані щодо форми, щільності та розміру епідермальних клітин у досліджених видів. Визначено стоматотип, тип розташування продихів по поверхні та відносно поверхні листкової пластинки, щільність продихів та їх розміри. Описано утворення продихових кластерів різних типів.

Висновки. У видів роду *Phaedranassa* адаптацією до змінного середовища високогір'я є мінімізація втрати води — відкладення воску на побічних клітинах при кутикулярній транспірації та утворення кластерів продихів при продиховій транспірації. У листках рослин досліджених видів відповідно до збільшення висоти зростання спостерігаються такі зміни: величина індексу листка зменшується, продихового індексу — зростає; перехід від увігнутої периклінальної поверхні епідермальних клітин на адаксіальному боці до опуклої; перехід від не типового для амарилісових тетрацитного стоматотипу до типового аномоцитного; перехід від гіпостоматичних листків до амфістоматичних; збільшення щільності продихів на обох поверхнях листка; перехід від виступаючих продихів до продихів, розташованих в одній площині з епідермою; перехід продихових кластерів від “non-contiguous cluster”-типу до “contiguous cluster”-типу з полярним дотиканням продихів. У досліджених видів відсутня залежність структури епідерми від розподілу рослин за висотним градієнтом.

Ключові слова: *Phaedranassa cinerea Ravenna*, *P. dubia* (Kunth) J.F. Macbr., *P. tunguraguae Ravenna*, листок, епідерма, продих, висотний градієнт.

Гірські території відрізняються різноманітністю екологічних умов, специфіка яких виявляється на кожному висотному рівні, а їх зміна вздовж висотного градієнта відбувається на коротких відстанях. Окрім зміни екологічних чинників, які фізично пов'язані зі зміною висоти над рівнем моря (зниження атмосферного тиску, збільшення сонячного випромінювання та ультрафіолетової радіації, зниження температури повітря, збільшення кількості атмосферних опадів), на епідерму листка, яка

безпосередньо контактує з довкіллям, впливають екологічні умови місця зростання рослин — сезонність опадів, швидкість вітру, тривалість вегетаційного сезону, хмарність, геологічні умови.

Порівняльне вивчення епідерми листків рослин видів одного роду, які зростають у горах на різних висотах, проводили як у помірній зоні [8], так і в тропічній [18], але мікроморфологічне дослідження епідерми листків у цибулинних рослин уздовж висотного градієнта гірських систем у межах одного роду не проводили.

© А.І. ЖИЛА, М.М. МАРИНЮК, 2017

Мета роботи — дослідити епідерму листових пластинок у рослин трьох видів роду *Phaedranassa Ravenna*, які відрізняються за розміщенням за висотним градієнтом в Андах.

Матеріал та методи

Роботу виконано у відділі тропічних та субтропічних рослин Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України. Об'єктами дослідження були рослини трьох видів роду *Phaedranassa*, отримані насінням за делектусами: *P. cinerea Ravenna* (1998 р., Бельгія, Мейсе, ботан. сад), *P. dubia* (Kunth) J.F. Macbr. (2002 р., Німеччина, Мюнхен, ботан. сад), *P. tunguraguae Ravenna* (2008 р., Німеччина, Франкфурт, ботан. сад).

Усі рослини утримували з однаковим режимом поливу, підживлень та освітлення.

Поперечні зрізи листків робили безпечною бритвою від руки за загальноприйнятими методиками [11–13]. Морфометричні дослідження продихового апарату та основних епідермальних клітин проводили на відбитках епідерми, знятих із живих рослин методом реплік з використанням безколірного лаку.

У дослідженні використовували світловий мікроскоп Primo Star (Carl Zeiss, Jena, Німеччина), оснащений цифровим фотоапаратом Canon Power Shot A640. Виміри проводили з використанням ліцензійної програми AxioVision Rel. 4.7. Порівняльний аналіз продихового апарату та епідермальних клітин здійснювали за допомогою скануючих електронних мікроскопів РЕММА-102АТ “SELMI” (Україна) і GSM-6700F (JEOL, Японія).

Для характеристики форми (обрису та проекції) епідермальних клітин використали класифікацію С.Ф. Захаревича [4], для характеристики продихового апарату — морфологічну класифікацію М.А. Баранової [2].

Продиховий індекс (ПІ) розраховували за формулою:

$$\text{ПІ} = \text{КП} / (\text{КК} + \text{КП}) \cdot 100 \%,$$

де КП — кількість продихів на 1 мм²; КК — кількість основних клітин на 1 мм².

Результати та обговорення

Неотропічний рід *Phaedranassa*, визнаний як монофілетичний андійської клади родини *Amaryllidaceae*, належить до триби *Stenomessaea*, до складу якої входять тетраплоїдні роди з черешковими листками [27].

P. cinerea та *P. tunguraguae* — ендеміки Екватору, занесені до Червоного списку Міжнародного союзу охорони природи як вразливий вид та вид, який перебуває під загрозою зникнення відповідно [30, 31]. *P. dubia* поширений у Південній Колумбії та Екваторі.

Природним обмеженням поширення роду *Phaedranassa* в Екваторі є висота 3500 м. Кожному виду притаманна просторова ізоляція — розташування за певним висотним градієнтом [28]. Так, ареал *P. cinerea* простягається з рівнин до середньогір'я (583—2276 м н.р.м.) [28], *P. tunguraguae* зростає у середньогір'ї (1500—2100 м н.р.м.) [29], ареал *P. dubia* простягається із середньогір'я до високогір'я (2255—3394 м н.р.м.) [28]. За висотою зростання ареали всіх видів розташовані в межах гірської гілеї у зоні панування субтропічного клімату з бімодальним розподілом опадів (два дощові та два сухіші періоди протягом року).

Географічне поширення видів *Phaedranassa* обмежене сухими долинами і вологими схилами північно-східних Анд [28]. Види роду переважно є гірськими рослинами-піонерами, які можна знайти в порушених місцевостях — вони колонізують узбіччя доріг та ділянки навколо сільськогосподарських угідь [29].

Для виживання в умовах гірських Анд федранаси, як типові геофіти, мають певні пристосування, зокрема відповідну морфологічну будову (контрактильні корені, водозапальний орган — цибулину, жорстке вертикальне плодоносне стебло, крилате насіння для перенесення вітром тощо). Вивчення адаптаційних можливостей *P. cinerea* виявило її пластичність при інтродукції, зокрема зміну строків проходження певних етапів онтогенезу [5], а порівняно з амарилісовими тропіків та субтропіків — пришвидшення темпів розвитку [6].

Представники роду *Phaedranassa* мають довгочерешкові (псевдочерешкові) листки, з добре

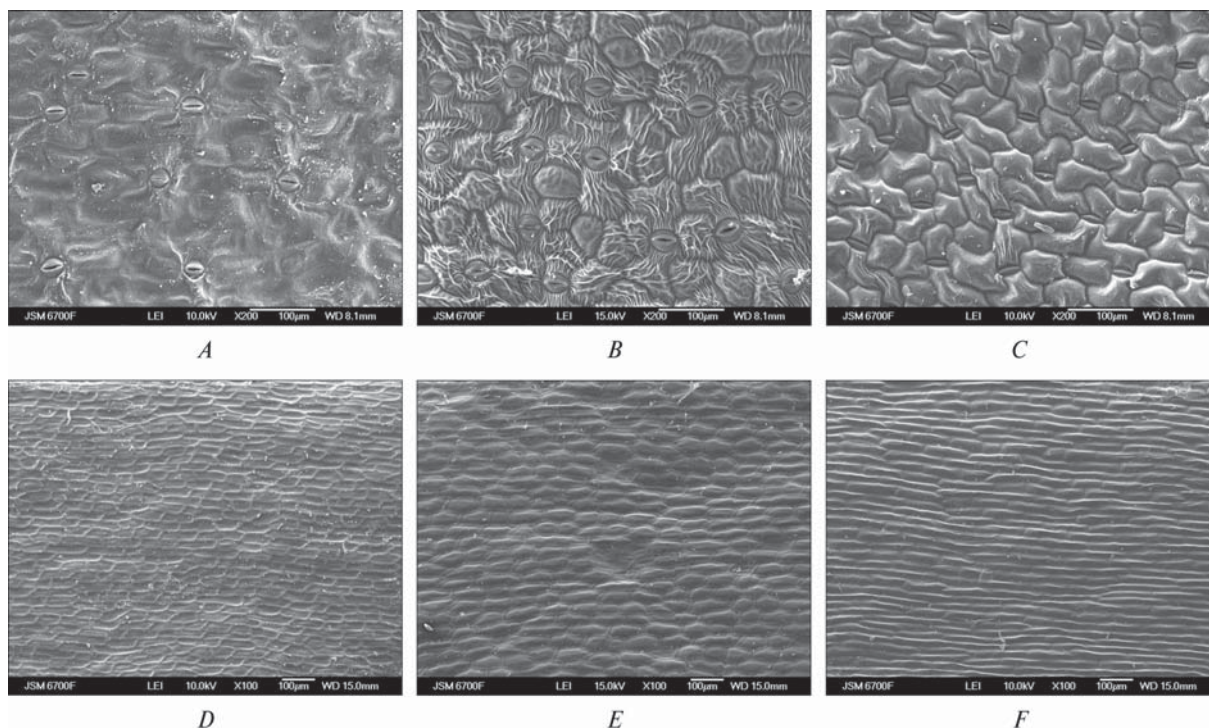


Рис. 1. Епідермальна поверхня листової пластинки: абаксіальна (А – *P. cinerea*; В – *P. tunguraguae*; С – *P. dubia*); адаксіальна (D – *P. cinerea*; E – *P. tunguraguae*; F – *P. dubia*)

Fig. 1. The epidermal surface of leaf lamina: the abaxial surface (A – *P. cinerea*; B – *P. tunguraguae*; C – *P. dubia*); the adaxial surface (D – *P. cinerea*; E – *P. tunguraguae*; F – *P. dubia*)

розвиненою еліптичною або ланцетною листовою пластинкою, переважно гістерантні, зелені, іноді — сіро-зелені, вкриті білуватим нальотом. Черешкові листки характерні для багатьох родів з родини *Amaryllidaceae* і у більшості випадків виникли при колонізації лісних місцезростань як адаптація для зменшення конкуренції за рівень освітлення [26]. Загальна тривалість життя листка дорослої цибулини *P. cinerea* становить близько двох років, з них 7-8 міс він перебуває у вигляді псевдочерешкового листка з листовою пластинкою, решту часу — у внутрішньобруньковому стані та у вигляді соковитих лусок після відмирання листової пластинки протягом періоду спокою і після нього [6].

Листок дорослої цибулини *P. cinerea* має псевдочерешок до 25 см завдовжки, листову пластинку до 38 см завдовжки і до 8 см завширшки. Нижня поверхня листової пластинки

сиза. Індекс листка (ширина : довжина) становить 0,21. Листок дорослої цибулини *P. tunguraguae* має псевдочерешок до 11 см завдовжки, листову пластинку до 34 см завдовжки і до 8,5 см завширшки. Нижня поверхня листової пластинки без сизого нальоту. На відміну від *P. cinerea* листки у *P. tunguraguae* світлішого кольору, ширші, а черешки майже вдвічі коротші та плоскіші. Індекс листка — 0,25. Листок дорослої цибулини *P. dubia* має псевдочерешок до 20 см завдовжки, листову пластинку до 32 см завдовжки і до 12,5 см завширшки. З кожного боку листової пластинки від центральної жилки відходять чітко виражені 6 рельєфних жилок. Уся листкова поверхня хвиляста. Нижня поверхня листової пластинки сиза. Індекс листка — 0,04.

У межах родини *Amaryllidaceae* виділяють 8 типів мікрорельєфу кутикулярної поверхні, який є таксоноспецифічною ознакою [15].

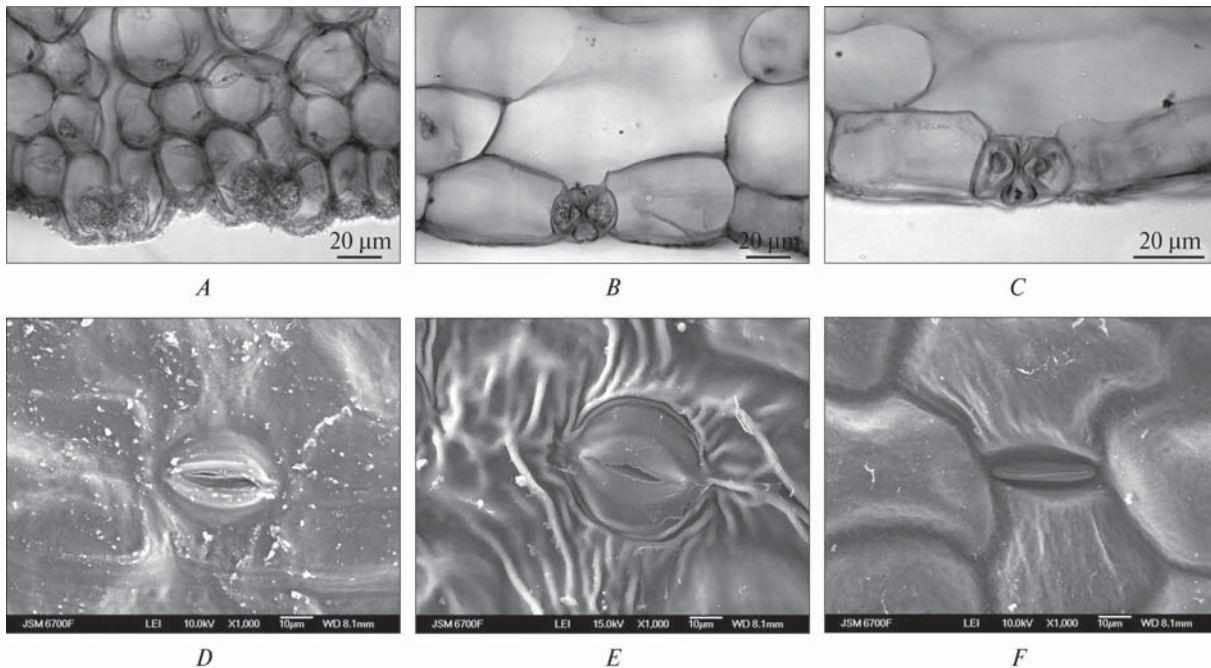


Рис. 2. Положення продихів щодо рівня епідерми: *A, B, C* – вигляд у поперечному розрізі; *D, E, F* – вигляд зверху; *A, D* – *P. cinerea*; *B, E* – *P. tunguraguae*; *C, F* – *P. dubia*

Fig. 2. Position of stomata in relation to the epidermal surface: *A, B, C* – transversal sections; *D, E, F* – epidermal surfaces; *A, D* – *P. cinerea*; *B, E* – *P. tunguraguae*; *C, F* – *P. dubia*

Представники неспоріднених родів з черешковими листками (*Scadoxus*, *Griffinia* та *Phaedranassa*) віднесено до одного (VII) типу, який характеризується товстими, паралельними чи ні, взаємопов'язаними складками, які більш-менш перетинаються. Варіабельність мікрорельєфу кутикули у федранас відзначає А.В. Меєгов [26].

Для досліджених видів на абаксіальному боці листка характерний складчастий (стріатний) тип рельєфу кутикулярної поверхні, утворений по-різному розміщеними навколо продихів складками, які або розходяться від замикаючих клітин, або кільцеподібно розміщуються навколо продиху (перистоматичні кільця).

На абаксіальній поверхні у *P. cinerea* (рис. 1, *A*) на латеральних побічних клітинах складки займають поперечне щодо продихової щілини положення (до трьох добре виражених складок), частіше утворюються поодинокі складки або складки не утворюються. На полярних побічних клітинах біля продихової щілини спо-

стерігається утворення однієї добре вираженої складки. Основні клітини гладенькі. На адаксіальному боці периклінальна поверхня епідермальних клітин увігнута (рис. 1, *D*), кутикула гладенька.

На абаксіальній поверхні у *P. tunguraguae* (рис. 1, *B*) чітко виражені складки кільцеподібно розташовуються навколо продихів, утворюючи перистоматичні кільця, які перериваються на полюсах, і продих супроводжується з кожного боку однією повздовжньою складкою (рис. 2, *E*). Складки розходяться в усі боки від продиху, перетинаючи побічні клітини та накладаючись одна на одну. Складки мікрорельєфу прямі або злегка хвилясті, розташовані по поверхні всієї тканини. На адаксіальному боці периклінальна поверхня епідермальних клітин опукла (рис. 1, *E*), кутикула гладенька.

На абаксіальній поверхні у *P. dubia* (рис. 1, *C*) кутикула переважно гладенька, лише у деяких побічних клітин є тонкі прямі складки, які

Параметри епідермальних клітин та продихового апарату досліджених видів роду *Phaedranassa*
Parameters of epidermal cells and stomatal apparatus of investigated species of the genus *Phaedranassa*

Назва виду	Морфометричні показники епідермальних клітин, мкм				Щільність епідермальних клітин, шт./мм ²		Довжина продихів, мкм		Щільність продихів, шт./мм ²		Продиховий індекс, %		Товщина кутикулярного покриву, мкм	
	АД		АБ		АД	АБ	АД	АБ	АД	АБ	АД	АБ	АД	АБ
	Довжина	Ширина	Довжина	Ширина										
<i>P. cinerea</i>	122,91 ± 16,61	42,69 ± 6,74	94,67 ± 12,34	6,69 ± 6,69	229,00 ± 14,14	251,00 ± 28,59	—	41,09 ± 3,34	—	34,00 ± 3,94	—	11,93	2,06 ± 0,23	3,75 ± 0,55
<i>P. tunguraguae</i>	112,76 ± 16,87	40,35 ± 4,74	89,78 ± 9,39	56,07 ± 9,09	160,00 ± 14,34	246,00 ± 17,21	—	47,23 ± 2,94	—	39,00 ± 4,97	—	13,68	2,25 ± 0,48	4,91 ± 0,66
<i>P. dubia</i>	138,93 ± 23,17	35,68 ± 6,74	115,41 ± 22,68	44,51 ± 8,61	235,00 ± 7,74	232,00 ± 5,38	38,75 ± 5,05	40,88 ± 3,02	10,00 ± 1,29	108,00 ± 4,46	4,08	31,76	1,67 ± 0,21	2,57 ± 0,74

Примітка: АД — адаксіальна поверхня; АБ — абаксіальна поверхня.

Note: АД — the adaxial surface; АБ — the abaxial surface.

займають відносно продишової щілини поперечне положення. На адаксіальному боці периклінальна поверхня епідермальних клітин опукла (рис. 1, F), кутикула гладенька.

Таким чином, для *P. cinerea*, яка розташована найнижче за висотним градієнтом, є характерним утворення поодиноких складок (не більше трьох) біля продихів (або повна їх відсутність) та гладенькі основні клітини, а у найбільш високогірної *P. dubia* кутикула переважно гладенька і лише біля деяких продихів утворюються тонкі складки. Для *P. tunguraguae*, яка розташована у середньогір'ї, характерні потужні складки зі складним рельєфом з утворенням перистоматичних кілець. Нами підтверджено відсутність залежності структури епідерми від розподілу рослин за висотним градієнтом, виявлену Т.А. Остроумовою [9].

Для листків, продихи яких мають перистоматичні кільця, характерні структури, котрі знижують кутикулярну транспірацію: товсті зовнішні стінки клітин епідерми, покриті потужною кутикулою [10]. У *P. tunguraguae* відзначено найтовстіший кутикулярний покрив на обох поверхнях листка порівняно з іншими видами (таблиця). Найтоншу кутикулу має найбільш високогірна *P. dubia*, в якій на абаксіальному боці листка шар кутикули вдвічі тонший, ніж у *P. tunguraguae*. З огляду на те, що кращий розвиток кутикули спостерігається за екстремальних умов довкілля [14], а пристосуванням до них є не абсолютна товщина кутикули, а складна будова оболонки епідермальних клітин [7], саме *P. tunguraguae* зростає у найбільш екстремальних умовах порівняно з іншими досліджуваними видами.

У представників родини *Amaryllidaceae* епідермальні клітини на обох поверхнях листкової пластинки є багатокутними (полігональними) з прямими або косими антиклінальними стінками, окрім видів з черешковими листками, в яких вони звивисті або хвилясті [1, 16].

У досліджених видів на адаксіальній поверхні основні епідермальні клітини мають більш-менш прямолінійні або подовжено-прямолінійні обриси, на абаксіальній — прямолінійні або округло-звивисті. Проекція площі

епідермальних клітин на адаксіальній поверхні — прямокутна, багатокутна, у *P. cinerea* — зрідка витягнута, на абаксіальній — багатокутна, розпластана, зрідка прямокутна. Кути у суміжних межах клітин на адаксіальній поверхні прямі, тупі або загострені, на абаксіальній — заокруглені, тупі або загострені.

Щодо щільності основних епідермальних клітин, то у найбільш високогірної *P. dubia* вона практично однакова на обох поверхнях листка, незначні відмінності спостерігаються у найменш високогірної *P. cinerea*, і суттєво відрізняється у *P. tunguraguae* із середніми показниками висоти зростання: на адаксіальній поверхні цього виду щільність є найнижчою серед досліджених видів (див. таблицю). Найбільшу щільність клітин на абаксіальній поверхні має *P. cinerea*.

Щодо розміру клітин, то найдовші клітини на обох епідермальних поверхнях листка має *P. dubia*, у якої на адаксіальній поверхні вони є найвужчими (див. таблицю; рис. 1, F).

На абаксіальній поверхні у найбільш високогірної *P. dubia* продихи можуть розташовуватися під кутом до поздовжньої осі листкової пластинки, у *P. cinerea* та *P. tunguraguae* продихи орієнтовані паралельно поздовжній осі листкової пластинки (див. рис. 1, C).

Характерний для представників родини *Amaryllidaceae* аномоцитний тип продихів [14, 16, 33] спостерігається і у представників з черешковими листками, зокрема у *P. dubia* [17]. Аналогічний тип продихового апарату виявлено у *P. tunguraguae* (див. рис. 1, B), а тетрацитний, найбільш поширений серед однодольних, але не типовий для амарилісових, — у *P. cinerea* (див. рис. 1, A). Хоча тетрацитний тип іноді відносять до аномоцитного (4 побічні клітини не відрізняються від основних клітин епідерми), у *P. cinerea* побічні клітини чітко відрізняються від основних.

Лінійні або ременеподібні листки однодольних рослин часто розташовані вертикально, такі листки є амфістоматичними, а кількість продихів на обох їх поверхнях може бути однаковою. У представників із черешковими листками листкові пластинки розташовані го-

ризонтально щодо ґрунту, що знижує навантаження на пластинку і сприяє стабілізації її положення у просторі. За такого положення листкова пластинка не зазнає прямої дії сонячних променів, менше нагрівається та має інше співвідношення кількості продихів на обох поверхнях.

Існує загальна тенденція до збільшення кількості продихів на адаксіальному боці листка зі збільшенням висоти зростання (переміщення з нижнього боку на верхній). Так, кількість видів лише з абаксіальними продихами зменшується із 75 % у нижніх висотах до 23 % у високих Андах [23]. Деякі види, які мають гіпостоматичні листки на низьких висотах, здатні формувати декілька продихів на верхньому боці листка на великих висотах [36].

Еволюцію черешкових листків у представників родини *Amaryllidaceae* часто супроводжує втрата або зменшення кількості продихів на адаксіальній поверхні [26], а *Eucharis* [1, 16, 26] та *Caliphruria* [26] мають гіпостоматичні листки. Проте у *P. carmioli* та *P. dubia* продихи амфістоматичні, тобто розташовані з обох боків листків [15].

Нами виявлено, що у *P. cinerea* та *P. tunguraguae* листки гіпостоматичні, у *P. dubia* — амфістоматичні, але кількість розташованих на адаксіальній поверхні продихів на порядок менша, ніж на абаксіальній (див. таблицю). На адаксіальній поверхні листка спостерігаються великі ділянки без продихів. Гіпостоматичність є адаптацією до сповільненої втрати води під час транспірації у жорсткі періоди. Розташування продихів переважно на абаксіальній поверхні листка у федранас зменшує транспірацію води. Мінімізації втрати води через випаровування сприяють також двоколірні пластинчасті листки, які мають продихи лише на абаксіальному боці [34]. Двоколірні амфістоматичні листки мають рослини *P. dubia*, а двоколірні гіпостоматичні — *P. cinerea*.

У гірських системах світу відсутня чітка відповідність зміни щільності продихів зміні висоти зростання. Щільність продихів може лінійно збільшуватись або зменшуватись, нелінійно варіювати або залишатися незмінною

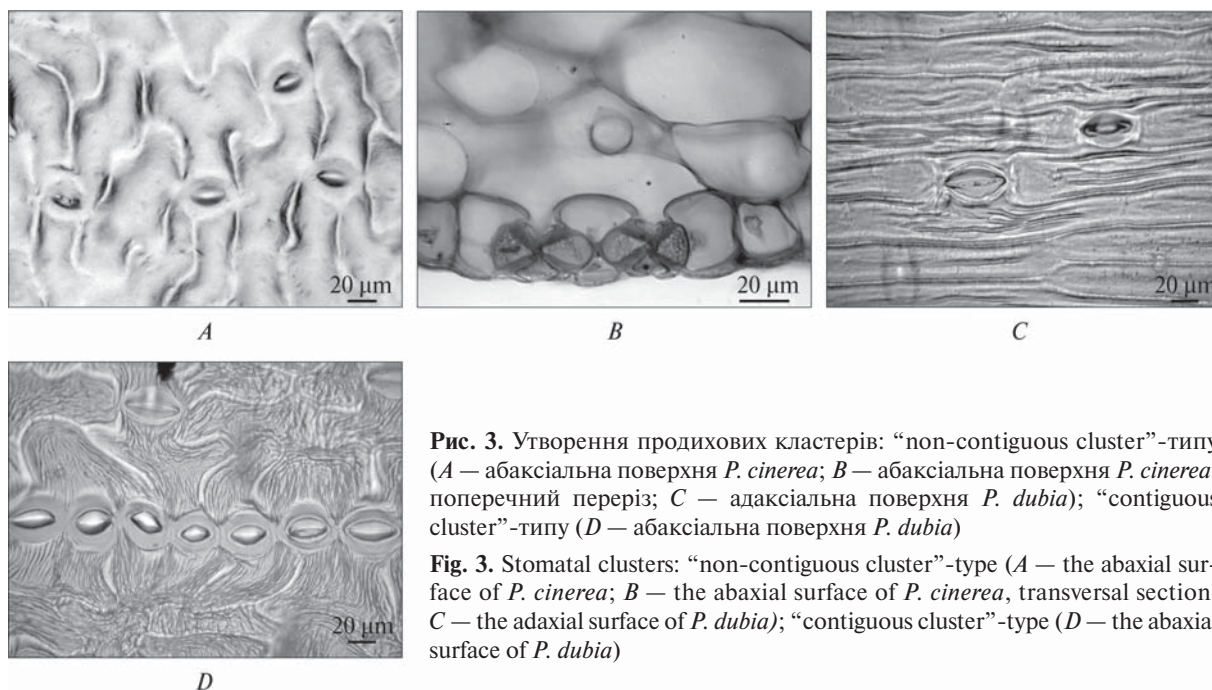


Рис. 3. Утворення продихових кластерів: “non-contiguous cluster”-типу (A — абаксіальна поверхня *P. cinerea*; B — абаксіальна поверхня *P. cinerea*, поперечний переріз; C — адаксіальна поверхня *P. dubia*); “contiguous cluster”-типу (D — абаксіальна поверхня *P. dubia*)

Fig. 3. Stomatal clusters: “non-contiguous cluster”-type (A — the abaxial surface of *P. cinerea*; B — the abaxial surface of *P. cinerea*, transversal section; C — the adaxial surface of *P. dubia*); “contiguous cluster”-type (D — the abaxial surface of *P. dubia*)

[23] і залежить від життєвої форми рослин [19]. Існує загальна тенденція до збільшення щільності продихів у рослин зі збільшенням висоти у багатьох гірських системах світу [21].

Зі збільшенням висотного градієнта у рослин досліджуваних видів щільність продихів на абаксіальній поверхні листка зростає втричі (від найнижчих показників у *P. cinerea* до найвищих у *P. dubia*), а на адаксіальній поверхні у *P. cinerea* та *P. tunguraguae* продихи повністю відсутні, у *P. dubia* — наявні у невеликій кількості.

У відповідь на збільшення висотного градієнта у рослин значення ПІ до певної висоти лінійно зростає [24, 25, 32], що спостерігали і у досліджуваних видів. Згідно з Б.З. Васильєвим [3], *P. cinerea* та *P. tunguraguae* мають середню величину ПІ на абаксіальному боці листка, а *P. dubia* — велику. Продиховий індекс на адаксіального боці листка у *P. dubia*, де продихи розташовані на великій відстані один від одного — невеликий (див. таблицю).

Щодо розміру продихів, то зі зростанням висотного градієнта у рослин різних гірських систем він може збільшуватися [17] або залишатися без змін [23]. У федранас помітного

збільшення довжини продихів у досліджуваних видів за висотним градієнтом не спостерігали (див. таблицю). Найдовші продихи має *P. tunguraguae*, яка зростає у середньогір'ї. Хоча *P. cinerea* і *P. dubia* мають майже однакові за розміром продихи, зростаючи у нижньогір'ї і високогір'ї відповідно, дещо менші показники має високогірний вид.

Розташування замикаючих клітин продихів відносно інших клітин епідерми у досліджуваних видів неоднакове. Так, *P. cinerea* має виступаючі продихи (рис. 2, A, D), у *P. dubia* (рис. 2, C, F) та *P. tunguraguae* (рис. 2, B, E) продихи розташовані в одній площині з основними епідермальними клітинами.

В епідермі листка продихи зазвичай відділені один від одного, що запобігає їх контакту між собою. Проте більш ніж у 60 видів наземних рослин можуть утворюватися так звані кластери продихів [35], коли продихи розташовуються групами з двох або більше та безпосередньо контактують. Для представників родини *Amaryllidaceae* характерні 2 типи кластерів продихів — латерально або полярно об'єднані продихи, з яких перший є більш поширеним

[16]. При такому об'єднанні 2 продиhi або більше можуть як контактувати (“contiguous cluster”), так і бути розділені побічними клітинами (“non-contiguous cluster”) [35].

На абаксіальних поверхнях у *P. cinerea* і *P. tunguraguae* та на адаксіальній поверхні у *P. dubia* спостерігаються кластери продиhiв “non-contiguous cluster”-типу (рис. 3, А–С), на абаксіальній поверхні у *P. dubia* — кластери “contiguous cluster”-типу, (рис. 3, D).

Наявність хоча б однієї епідермальної клітини між двома сусідніми продихами (у *P. cinerea* та *P. tunguraguae*) гарантує оптимальний баланс між втратою води та асиміляцією вуглекислого газу (“one cell spacing rule”) [35]. У *P. dubia* відзначено об'єднання у кластери до 10 продиhiв. Продишові кластери спостерігаються у рослин, які зростають у несприятливих умовах [22], а їх наявність є функціональним механізмом для зберігання води [20].

Таким чином, у федранас адаптацією до змінного середовища високогір'я є мінімізація втрати води — відкладення воску на побічних клітинах при кутикулярній транспірації та утворення кластерів продиhiв при продишовій транспірації.

Висновки

У листках рослин досліджених видів федранас відповідно до збільшення висоти зростання спостерігаються такі зміни: довжина листка зменшується, а ширина збільшується — найменше значення індексу листка має найбільш високогірний вид; перехід від увігнутої периклінальної поверхні епідермальних клітин на адаксіальному боці до опуклої; перехід від не типового для амарилісових тетрацитного стоматотипу до типового аномоцитного; перехід від гіпостоматичних листків до амфістоматичних; збільшення щільності продиhiв на обох поверхнях листка; перехід від виступаючих продиhiв до продиhiв, розташованих в одній площині з епідермою; збільшення продишового індексу; перехід продишових кластерів від “non-contiguous cluster”-типу до “contiguous cluster”-типу з полярним дотиканням продиhiв.

У досліджених видів відсутня залежність структури епідерми від розподілу рослин за висотним градієнтом.

1. Асатрян М.Я. Анатомическое строение некоторых тропических и субтропических представителей семейства *Amaryllidaceae* / М.Я. Асатрян // Ботан. журн. — 1984. — Т. 69, № 10. — С. 1342—1346.
2. Баранова М.А. Классификация морфологических типов устьиц / М.А. Баранова // Ботан. журн. — 1985. — Т. 70, № 12. — С. 1585—1595.
3. Васильев Б.Р. Строение листьев древесных растений различных климатических зон / Б.Р. Васильев. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1988. — 206 с.
4. Захаревич С.В. К методике описания эпидермиса листа / С.В. Захаревич // Вестн. Ленингр. ун-та. — 1954. — Вып. 2, № 4. — С. 65—75.
5. Жила А.И. Интродукция *Phaedranassa cinerea* Ravenna (*Amaryllidaceae*) в условиях защищенного грунта / А.И. Жила // Роль ботанических садов в сохранении биоразнообразия растений: Материалы юбилейной междунар. науч.-практ. конф., посвященной 100-летию Батумского ботанического сада. Ч. I. — Батуми, 2013. — С. 90—91.
6. Жила А.И. Особенности морфоструктуры пагоновой системы *Phaedranassa cinerea* Ravenna (*Amaryllidaceae*) / А.И. Жила // Интродукция растений. — 2013. — № 2. — С. 40—44.
7. Мирославов Е.А. Структура и функция эпидермиса листа семенных растений / Е.А. Мирославов. — Л.: Наука, 1974. — 120 с.
8. Мирославов Е.А. Сравнительная анатомия листа растений, произрастающих в горах на разных высотах / Е.А. Мирославов, И.М. Кравкина // Ботан. журн. — 1990. — Т. 75, № 3. — С. 368—375.
9. Остроумова Т.А. Структура эпидермы листа некоторых видов рода *Elaeosticta* (*Umbelliferae*) / Т.А. Остроумова // Ботан. журн. — 1985. — Т. 70, № 12. — С. 1625—1628.
10. Роль перистоматических колец в работе устьичного аппарата / С.М. Бауэр, О.В. Иванова, Е.Г. Крылова и др. // Рос. журн. биомеханики. — 2011. — Т. 15, № 4 (54). — С. 94—101.
11. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р.П. Барыкина, Т.Д. Веселова, А.Г. Девятов и др. — М.: Изд-во МГУ, 2004. — 312 с.
12. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений / З.П. Паушева. — М.: Агропромиздат, 1988. — 271 с.
13. Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей / Г.Г. Фурст. — М.: Наука, 1979. — 155 с.
14. Эзау К. Анатомия семенных растений / К. Эзау. — М.: Мир, 1980. — Кн. 2. — 555 с.

15. Arroyo S.C. Evolutionary and taxonomic aspect of the internal morphology in *Amaryllidaceae* from South America and South Africa / S.C. Arroyo, D.F. Culter // Kew Bull. — 1984. — Vol. 39. — P. 467—498.
16. Awasthi D.K. Stomatal studies in *Amaryllidaceae* with special reference to stomatal abnormalities / D.K. Awasthi, V. Kumar, R. Rawat // Plant Sci. — 1984. — Vol. 93, N 6. — P. 629—633.
17. Cintrón G. Variation in size and frequency of stomata with altitude in the Luquillo Mountains / G. Cintrón // A tropical rain forest [Eds. H. T. Odum, R.F. Pigeon]. — Tennessee: U.S. At. Energy Comm., 1970. — P. 133—135.
18. Dunbar-Co S. Leaf trait diversification and design in seven rare taxa of the Hawaiian Plantago radiation / S. Dunbar-Co, M.J. Sporck, L. Sack // Int. J. Plant Sci. — 2009. — Vol. 170, N 1. — P. 61—75.
19. Elevation-related variation in leaf stomatal traits as a function of plant functional type: Evidence from Changbai Mountain, China / R. Wang, G. Yu, N. He [et al.] // PLoS One. — 2014. — Vol. 9, N 12. (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115395>).
20. Hoove W.S. Stomata and stomatal clusters in *Begonia*: ecological response in two Mexican species / W.S. Hoove // Biotropica. — 1986. — Vol. 18, N 1. — P. 16—21.
21. Körner C. Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems / C. Körner. — Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1999. — 359 p.
22. Körner C. The use of 'altitude' in ecological research / C. Körner // Trends in ecology and evolution. — 2007. — Vol. 22. — P. 569—574.
23. Körner C. Altitudinal variation in leaf diffusive conductance and leaf anatomy in heliophytes of montane New Guinea and their interrelation with microclimate / C. Körner, A. Allison, H. Hilscher // Flora. — 1983. — Vol. 174. — P. 91—135.
24. Kouwenberg L.L.R. Stomatal frequency change over altitudinal gradients: prospect for paleoaltimetry / L.L.R. Kouwenberg, W.M. Kürschner, J.C. Mc Elwain // Reviews in Mineralogy & Geochemistry.— 2007. — Vol. 66. — P. 215—241.
25. Leaf morphological and physiological responses of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient / C. Li, X. Zhang, X. Liu [et al.] // Silva Fenica. — 2006. — Vol. 40, N 1. — P. 5—13.
26. Meerow A.W. A monograph of *Eucharis* and *Caliphruria* (*Amaryllidaceae*): A dissertation ... for the degree of doctor of philosophy / A.W. Meerow. — University of Florida, 1986. — 499 p.
27. Meerow A.W. Phylogeny of the American *Amaryllidaceae* based on nr DNA ITS sequences / A.W. Meerow, C.L. Guy, Q. Li // Systematic Botany. — 2000. — Vol. 25. — P. 708—726.
28. Oleas N. Landscape Genetics of *Phaedranassa* Herb. (*Amaryllidaceae*) in Ecuador / N. Oleas // FIU Electronic Theses and Dissertations, 2011. — 115 p. (<http://digitalcommons.fiu.edu/etd/443/>).
29. Oleas H.N. Population dynamics of the endangered plant *Phaedranassa tunguraguae*, from the tropical Andean hotspot / H.N. Oleas, A.W. Meerow, J. Francisco-Ortega // Journal of Heredity. — 2012. — Vol. 103, N 4. — P. 557—569.
30. Oleas N. *Phaedranassa cinerea* / N. Oleas, N. Pitman // The IUCN Red List of Threatened Species 2003: e.T42810A10754648. (<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2003.RLTS.T42810A10754648.en>).
31. Oleas N. *Phaedranassa tunguraguae* / N. Oleas, N. Pitman // The IUCN Red List of Threatened Species 2003: e.T42813A10755008. (<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2003.RLTS.T42813A10755008.en>).
32. Sex-related differences in leaf morphological and physiological responses in *Hippophaë rhamnoides* along an altitudinal gradient / C. Li, G. Xu, R. Zang et al. // Free Physiology. — 2007. — Vol. 27. — P. 399—406.
33. Shan G.L. Structure and development of stomata on the vegetative and floral organs of some *Amaryllidaceae* / G.L. Shan, B.V. Gopal // Ann. Bot. — 1970. — Vol. 34, N 3. — P. 737—749.
34. Smith W.K. Leaf form and photosynthesis / W.K. Smith, T.C. Vogelmann, E.H. Delucia // Bio Science. — 1997. — Vol. 47, N 11. — P. 785—793.
35. Stomatal clustering, a new marker for environmental perception and adaptation in terrestrial plants / Y. Gan, L. Zhou, Z.-J. Shen [et al.] // Botanical Studies. — 2010. — Vol. 51. — P. 325—336.
36. Woodward F.I. Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium myrtillus* L. taken from a wide altitudinal range / F.I. Woodward // Oecologia. — 1986. — Vol. 70. — P. 580—586.

Рекомендувала Л.А. Ковальська
Надійшла 14.08.2017

REFERENCES

1. Asatryan, M.Ya. (1984), Anatomicheskoye stroeniye nekotorykh tropicheskikh i subtropicheskikh predstaviteley semeystva *Amaryllidaceae* [The anatomical structure of some tropical and subtropical members of the family *Amaryllidaceae*]. Botan. zhurn. [Botanical Journal], vol. 69, N 10, pp. 1342—1346.
2. Baranova, M.A. (1985), Klassifikatsiya morfologicheskikh tipov ustits [Classification of morphological types of stomata]. Botan. zhurn. [Botanical Journal], vol. 70, N 12, pp. 1585—1595.
3. Vasilyev, B.R. (1988), Stroeniye listyev drevesnykh rasteniy razlichnykh klimaticheskikh zon [The structure of the leaves of woody plants from different climatic zones]. Leningrad: Izd-vo Leningrad University, 206 p.
4. Zakharevich, S.V. (1954), K metodike opisaniya epidermisa lista [To a technique of the description of a leaf epidermis]. Vestn. Leningrad University, Issue 2, N 4, pp. 65—75.

5. Zhila, A.I. (2013), Introduktsiya *Phaedranassa cinerea* Ravenna (*Amaryllidaceae*) v usloviyakh zashchishchenogo grunta [Introduction of *Phaedranassa cinerea* Ravenna (*Amaryllidaceae*) in greenhouse conditions]. Rol botanicheskikh sadov v sokhranenii bioraznobraziya rasteniy: Materialy yubileynoy mezhdunar. nauch.-prakt. konf., posvyashchenoy 100-letiyu Batumckogo botanicheskogo sada. Chast I. [The role of botanical gardens in the conservation of plant biodiversity: Materials of the jubilee international. Scientific and practical. Dedicated to the 100th anniversary of the Batumi Botanical Garden. Part I]. Batumi, pp. 90–91.
6. Zhila, A.I. (2013), Osoblyvosti morfostruktury pahonovoyi systemy *Phaedranassa cinerea* Ravenna (*Amaryllidaceae*) [Morphological structure features of *Phaedranassa cinerea* Ravenna (*Amaryllidaceae*) choot]. Introduktsiya roslyn [Plant Introduction], N 2, pp. 40–44.
7. Miroslavov, Ye.A. (1974), Struktura i funktsiya epidermisa lista semennykh rasteniy [Structure and function of the epidermis of the leaf of seed plants]. Leningrad: Nauka, 120 p.
8. Miroslavov, Ye.A. and Kravkina, I.M. (1990), Sravnitel'naya anatomiya lista rasteniy, proizrastayushchikh v gorakh na raznykh vysotakh [Comparative anatomy of the leaf of plants growing in the mountains at different heights]. Botan. zhurn. [Botanical Journal], vol. 75, N 3, pp. 368–375.
9. Ostroumova, T.A. (1985), Struktura epidemy lista nekotorykh vidov roda *Elaeosticta* (*Umbelliferae*) [Structure of the epidemics of the leaf of some species of the genus *Elaeosticta* (*Umbelliferae*)]. Botan. zhurn. [Botanical Journal], vol. 70, N 12, pp. 1625–1628.
10. Bauer, S.M., Ivanova, O.V., Krylova, E.G., Pautov, A.A. and Sapach, Y.O. (2011), Rol peristomaticheskikh kolets v rabote ust'ichnogo apparata [Role of the peristomatal rims in stomatal complex functioning]. Rossiyskiy zhurnal biomekhaniki [Russian Journal of Biomechanics], vol. 15, N 4 (54), pp. 94–101.
11. Barykina, R.P., Veselova, T.D., Devyatov, A.G. et al. (2004), Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike. Osnovy i metody [Handbook of botanical microtechnology. Bases and methods]. Moscow: Izd-vo MGU, 312 p.
12. Pausheva, Z.P. (1988), Praktikum po tsitologii rasteniy [Workshop on plant cytology]. Moscow: Agropromizdat, 271 p.
13. Furst, G.G. (1979), Metody anatomo-gistokhimicheskogo issledovaniya rastitelnykh tkaney [Methods of anatomo-histochemical study of plant tissues]. Moscow: Nauka, 155 p.
14. Ezau, K. (1980), Anatomiya semennykh rasteniy [Anatomy of seed plants. Book 2.]. Moscow: Mir, kniga 2, 555 p.
15. Arroyo, S.C. and Culter, D.F. (1984), Evolutionary and taxonomic aspect of the internal morphology in *Amaryllidaceae* from South America and South Africa. Kew Bull, vol. 39, pp. 467–498.
16. Awasthi, D.K., Kumar, V. and Rawat, R. (1984), Stomatal studies in *Amaryllidaceae* with special reference to stomatal abnormalities. Plant Sci., vol. 93, N 6, pp. 629–633.
17. Cintrón, G. (1970), Variation in size and frequency of stomata with altitude in the Luquillo Mountains [Eds. Odum, H. T. and Pigeon, R.F. A tropical rain forest]. Tennessee, U.S. At. Energy Comm., pp. 133–135.
18. Dunbar-Co, S., Sporck, M.J. and Sack, L. (2009), Leaf trait diversification and design in seven rare taxa of the Hawaiian *Plantago* radiation. Int. J. Plant Sci., vol. 170, N 1, pp. 61–75.
19. Wang, R., Yu, G., He, N. et al. (2014), Elevation-related variation in leaf stomatal traits as a function of plant functional type: Evidence from Changbai Mountain, China. PLoS One, vol. 9, N 12 (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115395>).
20. Hoove, W.S. (1986), Stomata and stomatal clusters in *Begonia*: ecological response in two Mexican species. Biotropica, vol. 18, N 1, pp. 16–21.
21. Körner, C. (1999), Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 359 p.
22. Körner, C. (2007), The use of 'altitude' in ecological research. Trends in ecology and evolution, vol. 22, pp. 569–574.
23. Körner, C., Allison, A. and Hilscher, H. (1983), Altitudinal variation in leaf diffusive conductance and leaf anatomy in heliophytes of montane New Guinea and their interrelation with microclimate. Flora, vol. 174, pp. 91–135.
24. Kouwenberg, L.L.R., Kürschner, W.M., Mc Elwain, J.C. (2007), Stomatal frequency change over altitudinal gradients: prospect for paleoaltimetry. Reviews in Mineralogy & Geochemistry, vol. 66, pp. 215–241.
25. Li, C., Zhang, X., Liu, X. et al. (2006), Leaf morphological and physiological responses of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient. Silva Fenica, vol. 40, N 1, pp. 5–13.
26. Meerow, A.W. (1986), A monograph of *Eucharis* and *Caliphurria* (*Amaryllidaceae*). A dissertation ... for the degree of doctor of philosophy. University of Florida, 499 p.
27. Meerow, A.W., Guy, C.L., Li, Q. (2000), Phylogeny of the American *Amaryllidaceae* based on nr DNA ITS sequences. Systematic Botany, vol. 25, pp. 708–726.
28. Oleas, N. (2011), Landscape Genetics of *Phaedranassa* Herb. (*Amaryllidaceae*) in Ecuador. FIU Electronic Theses and Dissertations, 115 p. (<http://digitalcommons.fiu.edu/etd/443/>).
29. Oleas, H.N., Meerow, A.W. and Francisco-Ortega, J. (2012), Population dynamics of the endangered plant *Phaedranassa tunguraguae*, from the tropical Andean hotspot. Journal of Heredity, vol. 103, N 4, pp. 557–569.

30. Oleas, N., Pitman, N. (2003), *Phaedranassa cinerea*. The IUCN Red List of Threatened Species: e.T42810A10754648 (<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2003.RLTS.T42810A10754648.en>).
31. Oleas, N., Pitman, N. (2003), *Phaedranassa tunguraguae*. The IUCN Red List of Threatened Species: e.T42813A10755008. (<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2003.RLTS.T42813A10755008.en>).
32. Li, C., Xu, G., Zang, R. et al. (2007), Sex-related differences in leaf morphological and physiological responses in *Hippophaë rhamnoides* along an altitudinal gradient. *Free Physiology*, vol. 27, pp. 399–406.
33. Shan, G.L. and Gopal, B.V. (1970), Structure and development of stomata on the vegetative and floral organs of some *Amaryllidaceae*. *Ann. Bot.*, vol. 34, N 3, pp. 737–749.
34. Smith, W.K., Vogelmann, T.C. and Delucia, E.H. (1997), Leaf form and photosynthesis. *Bio Science*, vol. 47, N 11, pp. 785–793.
35. Gan, Y., Zhou, L., Shen, Z.-J. et al. (2010), Stomatal clustering, a new marker for environmental perception and adaptation in terrestrial plants. *Botanical Studies*, vol. 51, pp. 325–336.
36. Woodward, F.I. (1986), Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium myrtillus* L. taken from a wide altitudinal range. *Oecologia*, vol. 70, pp. 580–586.

Recommended by L.A. Kovalska
Received 14.08.2017

А.И. Жила, М.М. Маринюк

Национальный ботанический сад имени Н.Н. Гришко НАН Украины, Украина, г. Киев

МАКРО- И МИКРОМОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *PHAEDRANASSA* RAVENNA (*AMARYLLIDACEAE*), СВЯЗАННОЕ С ВЫСОТОЙ ПРОИЗРАСТАНИЯ

Цель — исследовать эпидерму листовой пластинки у растений 3 горных видов рода *Phaedranassa* Ravenna, отличающихся по размещению по высотному градиенту в Андах.

Материал и методы. Объекты исследования — растения *P. cinerea* Ravenna, *P. dubia* (Kunth) J.F. Macbr., *P. tunguraguae* Ravenna. Поперечные срезы листьев делали безопасной бритвой от руки по общепринятым методикам. Морфометрические исследования устьичного аппарата и основных эпидермальных клеток проводили на отпечатках эпидермы, снятых с живых растений методом реплик с использованием бесцветного лака. В исследовании использовали световой и сканирующие микроскопы. Для характеристики формы эпидермальных клеток применяли классификацию С.Ф. Захаревича (1954), для характеристики ды-

хательного аппарата — морфологическую классификацию М.А. Барановой (1985).

Результаты. Определен индекс листа у растений исследованных видов. Описан рельеф кутикулярной поверхности на абаксиальной и адаксиальной стороне листа. Приведены и проанализированы данные относительно формы, плотности и размера эпидермальных клеток. Определен stomatotип, тип расположения устьиц на поверхности листа и относительно поверхности эпидермы, плотность и размер устьиц. Описано образование устьичных кластеров разных типов.

Выводы. У видов рода *Phaedranassa* адаптацией к условиям высокогорья является минимизация потери воды — отложение воска на побочных клетках при кутикулярной транспирации и образование кластеров устьиц при устьичной транспирации. В листьях растений исследованных видов в соответствии с увеличением высоты произрастания наблюдаются следующие изменения: величина индекса листа уменьшается, а устьичного индекса — увеличивается; переход от вогнутой периклиальной поверхности эпидермальных клеток на абаксиальной стороне к выпуклой; переход от не типичного для амариллисовых тетрацитного stomatotипа к типичному аномоцитному; переход от гипостоматических листьев к амфистоматическим; увеличение плотности устьиц на обеих поверхностях листа; переход от выступающих устьиц к устьицам, расположенным в одной плоскости с эпидермой; переход устьичных кластеров от “non-contiguous cluster”-типа к “contiguous cluster”-типу с полярным соприкосновением устьиц. У исследованных видов отсутствует зависимость структуры эпидермы от распределения растений по высотным градиентам.

Ключевые слова: *Phaedranassa cinerea* Ravenna, *P. dubia* (Kunth) J.F. Macbr., *P. tunguraguae* Ravenna, лист, эпидерма, устьице, высотный градиент.

А.И. Жила, М.М. Маринюк

М.М. Gryshko National Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine, Kyiv

ELEVATION-RELATED MACRO- AND MICRO-MORPHOLOGICAL LEAVES' STRUCTURE OF SOME SPECIES OF THE GENUS *PHAEDRANASSA* RAVENNA (*AMARYLLIDACEAE*)

Objective — to investigate the epidermis of leaf blade in plants of 3 mountain species of the genus *Phaedranassa* Ravenna, differing by a high-altitude gradient location in the Andes.

Material and methods. The objects of research are plants *P. cinerea* Ravenna, *P. dubia* (Kunth) J.F. Macbr., *P. tunguraguae* Ravenna. The transverse sections of leaves were

made by a safety razor manually according to generally accepted methods. Morphometric reserches of the stomatal apparatus and subsidiary cells were conducted on epidermal imprints taken from living plants using the replica method with colorless nail polish. The study used light and scanning microscopes. For description of epidermal cells shape the classification of S.F. Zakharevich (1954) was used, for description of the respiratory apparatus the morphological classification of M.A. Baranova (1985) was used.

Results. The leaf index of investigated species plants was determined. The relief of the leaf cuticular surface of each species on the abaxial and adaxial side was described. Data of shape, density and size of epidermal cells were submitted and analyzed. The stomatotype, the type of stomata on and in relation to the leaf surface, the density and size of stomata were determined. The formation of different stomatal clusters types in some *Phaedranassa* species was described.

Conclusions. The *Phaedranassa*'s adaptation to the removable environment of highland is minimization of water loss by the deposition of wax on subsidiary cells during cu-

ticular transpiration and by the formation of stomatal clusters affecting stomatal transpiration. In leaves of investigated plants the following changes were observed in accordance to the increase of each growth height: the leaf index decreases, the stomatal index increased. Also transition from the concave periclinal surface of epidermal cells on the abaxial side to the convex, transition from a non-typical for the *Amaryllidaceae* tetracite stomatotype to a typical anomocyte, transition from hypostomatic leaves to amphistomatic, the increase of stomata density on both leaf surfaces, the transition from protruding stomata to the stomata located in one level with an epidermis, transition of stomatal clusters from a "non-contiguous cluster" to a "contiguous cluster" type with polar contact of stomata were observed. The investigated *Phaedranassa* species have no dependence in the structure of the epidermis on the distribution of plants along the altitudinal gradient.

Key words: *Phaedranassa cinerea* Ravenna, *P. dubia* (Kunth) J.F. Macbr., *P. tunguraguae* Ravenna, leaf, epidermis, stoma, altitudinal gradient.