

Ю.В. ЛИХОЛАТ¹, Н.О. ХРОМИХ¹, А.А. АЛЕКСЄЄВА¹,
О.І. СЕРГА², Б.Є. ЯКУБЕНКО², І.П. ГРИГОРЮК²

¹ Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара
Україна, 49050 м. Дніпро, проспект Гагаріна, 72

² Національний університет біоресурсів і природокористування України
Україна, 03041 м. Київ, вул. Героїв Оборони, 15

МОРФОЛОГІЧНІ ПОКАЗНИКИ ПРОДИХІВ І СКЛАД КУТИКУЛЯРНИХ ВОСКІВ ЛИСТКІВ ЛИПИ ПОВСТИСТОЇ (*TILIA TOMENTOSA* MOENCH) ЗА УМОВ ОСВІТЛЕННЯ ТА ЗАТІНЕННЯ

Мета — визначити відмінності у морфологічних показниках продихів і складі кутикулярних восків листків липи повстистої (*Tilia tomentosa* Moench) в умовах освітлення та затінення.

Матеріал та методи. Для дослідження відбирали оптимально розвинуті непошкоджені листки липи повстистої. Склад поверхневих восків вивчали методом капілярної газової хроматографії. Кількість і розмір замикальних клітин продихів та вміст довголанцюгових компонентів у складі кутикулярних восків, а довжина і ширина продихів зменшуються порівняно із затіненими листками.

Результати. Встановлено адаптивні зміни в листках липи повстистої в умовах збільшення інтенсивності освітлення і температури та зниження вологості повітря.

Висновок. За умов освітлення збільшується площа листової пластинки, маса одиниці площі листків, щільність продихів та вміст довголанцюгових компонентів у складі кутикулярних восків, а довжина і ширина продихів зменшуються порівняно із затіненими листками.

Ключові слова: *Tilia tomentosa* Moench, продихи, кутикулярні воски, абіотичні чинники, стійкість рослин, акліматизація рослин.

Онтогенез і стійкість рослин до стресових чинників довкілля значною мірою визначаються кліматичними чинниками [19]. Поступові або інтенсивні флуктуації клімату можуть суттєво сповільнювати процеси росту та розвитку і знижувати продуктивність рослин [6, 20]. Наявні та очікувані зміни клімату спричинюють збільшення тривалості та інтенсивності посухи і зменшення кількості атмосферних опадів, що суттєво ускладнює виживання деревних рослин [11], особливо у посушливих регіонах.

У степовій зоні України деревні види рослин потрапляють до групи ризику, оскільки перебувають в умовах екологічної невідповідності та чутливі до найменших кліматичних коливань [1].

Наведене вище робить актуальним системне вивчення адаптаційних можливостей ін-

вазійних адвентивних деревних видів рослин для прогнозування складу рослинних угруповань природних і штучно створених фітоценозів, які здатні до сталого розвитку в умовах посилення аридності клімату.

Толерантність рослин до впливу стресових чинників середовища є результатом комплексних змін метаболічних процесів на різних рівнях організації. Вони реалізуються завдяки наявності в рослин значної кількості термосенсорів і програмуванню біохімічних та фітогормональних реакцій, що забезпечує акліматизацію до нетривалих коливань температури або адаптацію до її поступових змін [6]. Деревні рослини мають значний потенціал здатності до регулювання структури крони у відповідь на існування вздовж неї чіткого вертикального градієнта інтенсивності світла. Листки деревних рослин успішно адаптуються до різної інтенсивності освітлення всередині крони [14]. Вважають, що просторове розташування листків у кроні дерев належить до

ключових чинників, які визначають реакцію рослин на дію стресових чинників середовища. Так, затінені в кроні листки відрізняються значно нижчим фотосинтетичним потенціалом і пом'якшеними негативними ефектами впливу посухи [20]. Розташування та щільність продихів на поверхні листків деревних видів рослин залежать також від екологічних умов середовища [5, 14].

Мета дослідження — визначити відмінності у морфологічних показниках продихів та складі кутикулярних восків листків липи повстистої в умовах освітлення та затінення.

Матеріал та методи

Експерименти проведено у 2015—2016 рр. в умовах Ботанічного саду Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара (48°26'14.09"N, 35°02'35.11"E). Клімат степової зони України характеризується частими періодами посухи, високою температурою і низькою вологістю повітря, дефіцитом вологи в ґрунті та суховіями влітку. Середньорічна сума атмосферних опадів, яка становить 472 мм, у різко посушливі роки знижується до 250 мм, а інтенсивність випаровування вологи перевищує кількість опадів удвічі—втричі.

Для дослідження відбирали оптимально розвинуті непошкоджені листки липи повстистої (*Tilia tomentosa* Moench, syn. *Tilia argentea* Desf. ex DC) у другій половині липня в сонячну та безвітряну погоду о 14—15-й годині з крони 5—7 дерев на висоті 2,0—2,5 м. Липа повстиста [17] належить до листяних порід порядку Мальвоцвіті (*Malvales*), родини Липові (*Tiliaceae*) і роду Липа (*Tilia* L.). Зростає у широколистяних лісах Закарпатської області (м. Берегове), Лівобережному Подністрів'ї (с. Лесничавка Балтського р-ну Одеської обл.), садах та парках України. Природно росте на Балканах, у Молдові, Малій Азії [2], але впродовж 50 років (1976—2016) цей вид освоїв численні екологічні ніші на територіях Дніпропетровської, Київської, Житомирської та Волинської областей і нині входить до складу різних фітоценозів, зокрема заплавлених, мезотрофних листяних та хвойних лісів, трапляється на узліссях,

смітниках, узбіччях доріг, у парках тощо. Широка екологічна амплітуда спричинила проникнення і закріплення інвазійного адвентивного виду у вільних екологічних нішах більшості біотопів модальних флор.

Липа повстиста — це дерево заввишки до 30 м, яке цвіте в липні та утворює рясні паростки. Листки знизу світло-зелені, з волосками в кутках бокових жилок, великі (іноді довжиною до 20 см) з подовженими гострокінцевими зубцями і верхівкою. Пагони голі, зелені. Суцвіття складаються з 5—15 квіток, у яких тичинки коротші за пелюстки. Плоди-горішки повстяно опушені, без реберець.

Кутикулярні воски з поверхні листків екстрагували хлороформом [7]. Диски з листків діаметром 20 мм занурювали у хлороформ на 30 с для екстрагування поверхневих восків. Хлороформ з об'єднаного екстракту видаляли до сухого стану в атмосфері азоту.

Склад поверхневих восків вивчали методом капілярної газової хроматографії із застосуванням хроматографа Shimadzu 2010 Plus (Японія). Хроматографічний аналіз проводили, використовуючи азот як газ-носіє, на колонці SP-2560 довжиною 100 м з внутрішнім діаметром 0,25 мм, товщиною плівки фази 0,20 мкм і нерухомою рідкою фазою біс (ціанопропіл) полісилоксан. Програмованого температурного градієнта від 100 до 230 °C досягали зі швидкістю зростання температури 10 °C/хв. Зразки екстрактів поверхневих восків об'ємом 1 мкл аналізували за допомогою полум'яно-іонізаційного детектора. Кількість індивідуальних сполук у складі восків визначали за часом утримання шляхом автоматичного інтегрування площ піків на хроматограмах, які обробляли методом внутрішньої нормалізації. Вміст компонентів кутикулярних восків виражали у відсотках від сумарної кількості в триразовій повторності. У статті наведено типові варіанти знімків продихів і хроматограм вуглеводнів кутикулярних восків листків рослин липи повстистої.

Кількість і розмір замикальних клітин продихів визначали на відбитках епідермісу на абаксіальному боці листків рослин [13], які розглядали під мікроскопом Bresser Biolux LCD за збіль-

шення 40 і фотографували вмонтованою в нього цифровою фотокамерою. Довжину та ширину продихів листків вимірювали за допомогою комп'ютерної програми AxioVision Rel. 4.8.2.

Статистичну обробку отриманих результатів здійснювали за допомогою пакета Microsoft Statistica 6.0. Результати наведено як середні арифметичні значення та стандартне відхилення. Статистичну значущість відмінностей установлювали за критерієм Стюдента ($p < 0,05$).

Результати та обговорення

Установлено, що продихи на абаксіальному боці листків рослин липи повстистої, які адаптовані до умов природного освітлення і затінення, суттєво відрізняються за морфометричними показниками (таблиця). В адаптованих до умов освітлення листках рослин площа листової поверхні перевищувала на 25 % таку затіненних листків, а кількість продихів на одиницю площі була більшою на 30 %. Отже, процеси адаптації листків липи повстистої до умов освітлення пов'язані зі збільшенням площі листків та щільності розташування продихів.

Залежно від ступеня освітлення крони дерев липи повстистої виявлено зміни морфометричних показників продихів на абаксіальному боці листків рослин, зокрема довжини, ширини та їх співвідношення. В адаптованих до освітлення листках рослин середні значення довжини і ширини продихів були значно меншими за показники для затіненних листків і становили відповідно 75 та 70 % від їх значень ($p < 0,05$).

Нами виявлено також відмінності в будові продихового апарату листків рослин липи повстистої залежно від умов освітлення та затінення в кроні дерев. Так, продихи на поверхні листків, адаптованих до затінення мали округлу форму (рис. 1, *a*) з коефіцієнтом співвідношення довжини та ширини 1,13, в адаптованих до освітлення листках — видовжену форму (див. рис. 1, *b*) з коефіцієнтом 1,21.

Таким чином, процеси адаптації рослин липи повстистої до високого рівня освітлення супроводжуються суттєвою перебудовою асиміляційних органів. У цьому випадку неможливо чітко виокремити освітлення як єдиний екологічний чинник, що їх спричинив, оскільки в природних умовах локальні відмінності стосуються також температури в кроні дерев, вологості повітря і ґрунту. Отримані результати узгоджуються з даними про значне збільшення щільності продихів, площі та маси листків як реакцію на зміну водопостачання і підвищення температури у трав'янистих рослин [4], а також про збільшення маси одиниці площі листків у різних деревних видів рослин за дії посухи [20].

В адаптованих до умов освітлення листках липи повстистої збільшення площі поверхні листків та щільності продихів супроводжувалося суттєвим зменшенням їх лінійних розмірів, що, ймовірно, може забезпечувати гнучку регуляцію рівня транспірації. Таке припущення узгоджується із висновком [8], проте пластичність морфометричних показників листків рослин здатна забезпечити ефективну акліма-

Морфометричні показники листків і продихів на абаксіальному боці листків *Tilia tomentosa* залежно від умов освітлення та затінення в кроні дерев (M ± SD)

Morphometric indexes of leaves and stomata on the abaxial side of *Tilia tomentosa* leaves depending on lighting and shading into tree canopy (M ± SD)

Умови існування листків	Площа поверхні, см ²	Маса одиниці площі, мг/см ²	Щільність продихів, шт./см ²	Довжина продихів, мкм	Ширина продихів, мкм
Затінення	59,3 ± 13,2	224,1 ± 1,0	535,0 ± 30,3	13,8 ± 0,8	12,3 ± 0,9
Освітлення	74,4 ± 7,5 *	230,1 ± 1,4 *	694,0 ± 15,6 *	10,4 ± 0,9 *	8,6 ± 0,8 *

* Відмінності показників є статистично значущими ($p < 0,05$).

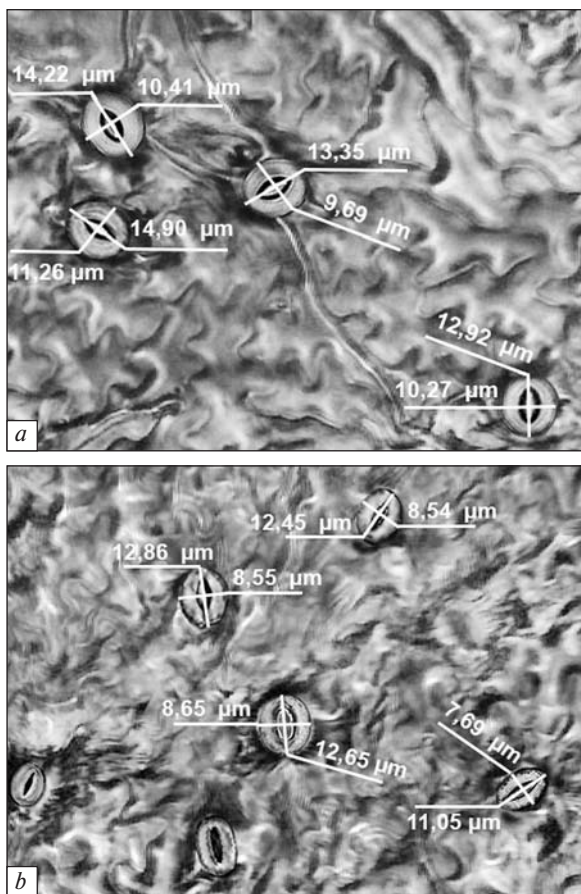


Рис. 1. Морфометричні показники продихів на абаксальній поверхні листків *Tilia tomentosa*, адаптованих у кроні дерев до умов затінення (а) та освітлення (б)

Fig. 1. Morphometric indexes of stomata on the abaxial side of *Tilia tomentosa* leaves adapted to shading (a) and lighting (b) into the tree canopy

цію продигової провідності до контрастних умов випаровування вологи в сонячних і затінених місцезростаннях. Установлено, що рослини липи повстистої не наслідують тренд, згідно з яким у деревних рослин із широкою листковою пластинкою температура листкової поверхні є найвищою [16]. Така невідповідність пов'язана з наявністю високої продигової провідності, яка властива саме листкам цього виду навіть за дії високої температури середовища. Отже, щільність розташування, розміри і форма продихів листків є важливими ендогенними чинниками регуляції продигової

провідності інвазійного виду — липи повстистої за впливу локальних кліматичних умов.

У серії експериментів нами досліджені особливості накопичення та склад кутикулярних восків у листках липи повстистої, розташованих у різних частинах крони. Сумарний уміст кутикулярних восків в адаптованих до освітлення листках становив 7,52 мкг/см², що на 16 % перевищувало показник затінених листків.

Кутикулярні воски адаптованих до затінення листків містили значну кількість низькомолекулярних вуглеводнів, які мали нетривалий час утримання у діапазоні 5—15 хв тривалості аналізу (рис. 2, а).

Загальний уміст коротколанцюгових компонентів у восках затінених листків липи повстистої становив 59 % від сумарної кількості вуглеводнів. Фракція компонентів із середнім часом утримання (від 15 до 25 хв тривалості аналізу) і середньою молекулярною масою становила 3,2 % від сумарного вмісту. Компоненти восків із тривалим часом утримання (від 26 до 52 хв тривалості аналізу) належали до фракції високомолекулярних довголанцюгових вуглеводнів (34,3 % від загального вмісту кутикулярних восків затінених листків).

Кутикулярні воски адаптованих до умов освітлення листків липи повстистої відрізнялися за перерозподілом вмісту фракцій за рахунок збільшення кількості високомолекулярних вуглеводнів (див. рис. 2, б).

Установлено, що екстракти кутикулярних восків в адаптованих до освітленості листках липи повстистої не містили фракції низькомолекулярних вуглеводнів. Натомість фракція високомолекулярних компонентів мала відмінності як кількісні, так і якісні. Вміст вуглеводнів кутикулярних восків із часом утримання від 26 до 52 хв становив 93 % від загальної їх кількості. В екстрактах кутикулярних восків адаптованих до інтенсивного освітлення листків виявлено високомолекулярні компоненти із часом утримання від 59 до 64 хв, уміст яких становив 3,1 % від сумарної кількості. Вони були відсутні в екстрактах адаптованих до затінення листків. Фракція вуглеводнів із середньою молекулярною масою становила 3,6 %

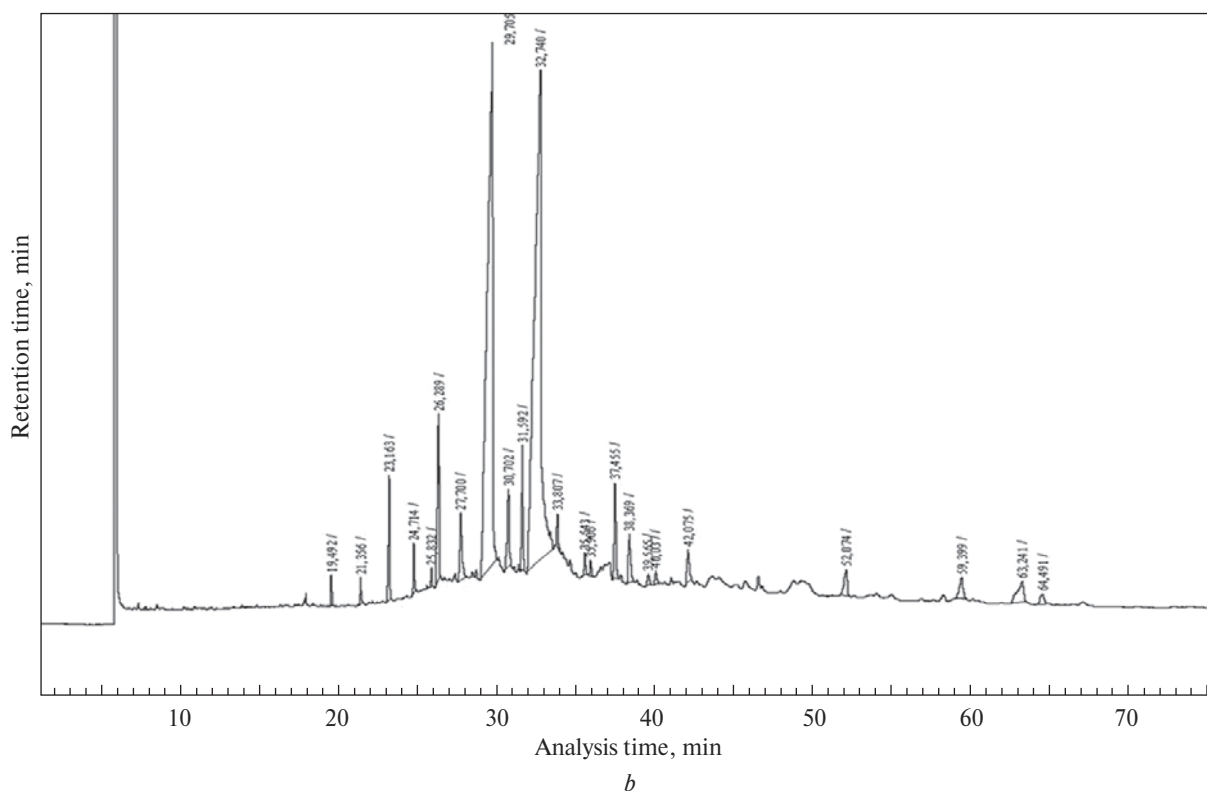
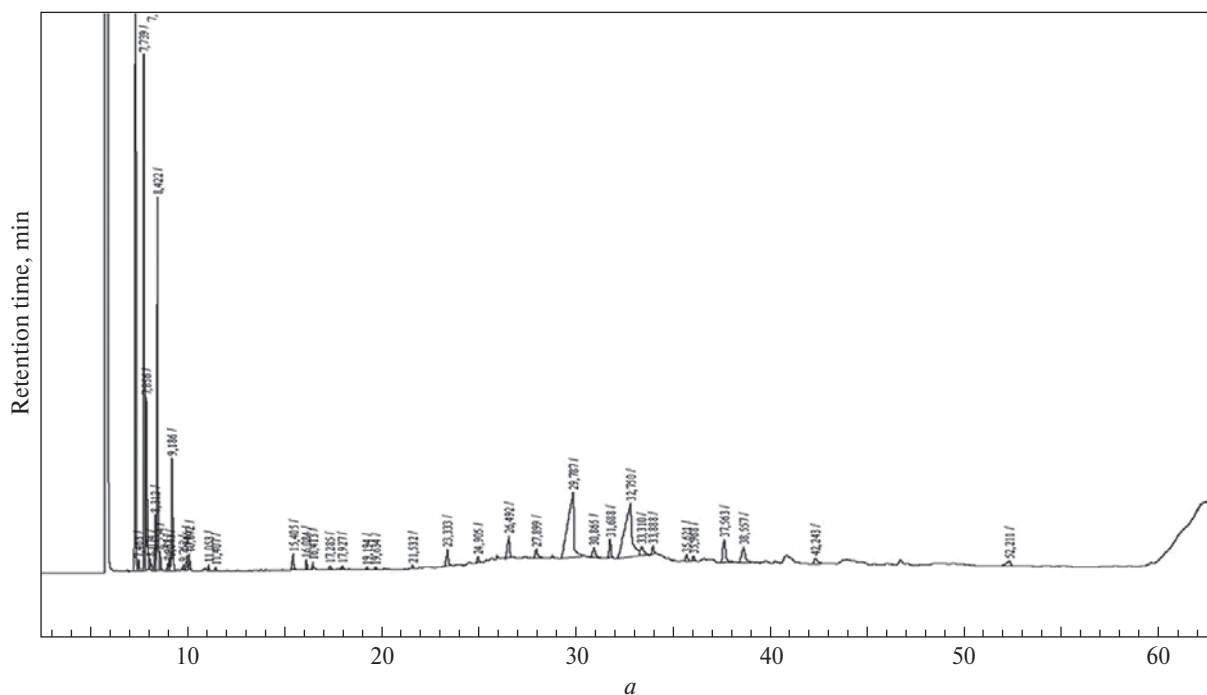


Рис. 2. Хроматограма вуглеводнів кутикулярних восків у листках *Tilia tomentosa*, адаптованих до умов затінення (a) та освітлення (b). Над кожним із піків наведено час утримання певного компонента

Fig. 2. Chromatogram of the carbohydrates of the cuticular waxes of *Tilia tomentosa* leaves adapted to shading (a) and lighting (b) into the tree canopy. The retention time of a particular component is indicated above each of the peaks

від загального вмісту, що не відрізняється від показника листків, адаптованих до умов затінення. Адаптація листків липи повстистої до умов інтенсивного освітлення асоційована зі збільшенням накопичення кутикулярних восків, суттєвим збільшенням вмісту довголанцюгових компонентів у складі кутикулярних восків та елімінацією низькомолекулярних вуглеводнів. Отримані нами результати узгоджуються з даними щодо значного впливу зовнішніх чинників, таких як сонячна радіація, температура, вологість [18] і полутанти, [3] на рівень біосинтезу рослинами кутикулярних восків.

Кутикулярні воски входять до складу кутикули, яка забезпечує первинний захисний бар'єр рослинного організму від дії абіотичних і біотичних стресорів. Поверхневі воски та кутин, який являє собою складний біополімер поліефірного типу, зумовлюють гідрофобні властивості поверхні рослин, а компонентний склад кутикулярних восків рослин є видоспецифічною ознакою [18]. Кутикулярні воски різних видів рослин містять вільні жирні кислоти, первинні та вторинні спирти, альдегіди, складні ефіри одноосновних кислот і високомолекулярних спиртів та гомологічні серії довголанцюгових аліфатичних сполук, зокрема *n*-алкани з довжиною ланцюга від C_{20} до C_{36} , а також алкілові ефіри з довжиною ланцюга від C_{38} до C_{70} [15]. Доведено, що в усіх видів рослин мікроструктура і склад кутикулярних восків неоднорідні. Їх поділяють на інтракутикулярні (інтегровані у кутин) та епікутикулярні (зовнішній щодо кутину шар, який може бути видалений механічно) воски. Інтракутикулярні воски беруть участь у виконанні основної фізіологічної функції кутикули — обмеженні позапродихової транспірації [7]. Роль епікутикулярних восків недостатньо з'ясовано. Відомо, що вони регулюють процеси змочування, самоочищення та відбиття світла кутикулою, беруть участь у взаємодії рослин із комахами [18]. Склад епікутикулярних восків зумовлює відмінності у стійкості ад- і абаксильної поверхні листків рослин *Lolium perenne* до збудника борошнистої роси [22].

Виявлені нами в листках липи повстистої статистично значущі відмінності у складі кутикулярних восків підтверджують наявність ефективних механізмів його регуляції залежно від умов середовища. Останніми роками такі механізми активно вивчають. Зокрема встановлено, що процеси синтезу кутикули контролюються складною регуляторною мережею [23]. Кутикулу розглядають як модифікацію клітинної стінки епідерми, котра виконує не просто бар'єрну функцію, а здійснює динамічний захист рослин, який включає сигнальні ланцюги та ефекторні молекули. У складі кутикули листків *Ficus elastica* виявлено значну кількість кальцію, бору та кремнію, наявність яких характерна для клітинних стінок рослин і підтверджує інтерпретацію кутикули як зовнішньої зони епідермальних клітинних стінок [21].

Аналіз літературних джерел свідчить про недостатньо досліджений взаємозв'язок складу кутикулярних восків із процесами росту та розвитку рослин. З'ясовано, що в мутантних рослин рису зі зниженим вмістом довголанцюгових компонентів у кутикулярних восках формувались укорочені пагони з аномальним зовнішнім шаром епідермальних клітин, які припиняли ріст невдовзі після проростання [12]. Можна припустити, що в адаптованих до умов затінення та освітлення листках липи повстистої особливості складу кутикулярних восків можуть бути опосередковано причетними до змін морфометричних параметрів листків і будови продихового апарату. Зумовлені просторовим розташуванням у кроні дерев локальні рівні освітлення, температури та вологості спричинили значні відмінності в складі кутикулярних восків липи повстистої з тенденцією до збільшення вмісту довголанцюгових компонентів в адаптованих до умов освітлення листках. Отримані нами результати узгоджуються з уявленням про те, що накопичення поверхневих восків може бути відповіддю рослин на мінливі умови середовища [9], а збільшення середньої довжини ланцюга вуглеводнів у кутикулярних восках зумовлюється типом вегетації рослин та локальними кліматичними умовами [10].

Висновки

За умов освітлення збільшується площа листової поверхні та щільність прорихів у листках інвазійного адвентивного виду — липи повстистої порівняно із затіненими листками внаслідок адаптації до локальних умов, які визначаються просторовим розташуванням листків у кроні дерев. В адаптованих до умов освітлення листках липи повстистої довжина і ширина прорихів зменшуються порівняно із затіненими листками, що підвищує ефективність регуляції рівня транспірації.

Методом капілярної газової хроматографії в адаптованих до умов освітлення листках рослин виявлено збільшення накопичення кутикулярних восків та статистично значуще збільшення сумарного пулу високомолекулярних вуглеводнів у складі восків порівняно із затіненими листками, що свідчить про функціонування ефективних механізмів регуляції біосинтезу кутикулярних восків у процесі адаптації липи повстистої до локальних умов середовища.

1. *Вплив* асоційованих з альтитудою схилу умов мікроклімату та освітленості на фізіолого-біохімічні процеси в листках дерев прибережного лісу / Н.О. Хромих, І.А. Іванько, І.М. Коваленко [та ін.] // Вісн. Дніпропетров. ун-ту. — 2015. — № 23(2). — С. 177—182.
2. *Заячук В.Я.* Дендрологія: Підручник / В.Я. Заячук. — Львів: Априорі, 2008. — 656 с.
3. *Зубровська О.М.* Зміни складу поверхневих ліпідів кутикули *Populus italica* та *Betula pendula* в умовах забруднення / О.М. Зубровська, В.М. Гришко // Біол. вісн. МДПУ. — 2014. — № 4 (2). — С. 142—158.
4. *Adaptive phenotypic plasticity of *Pseudoroegneria spicata*: response of stomatal density, leaf area and biomass to changes in water supply and increased temperature* / L.H. Fraser, A. Greenall, C. Carlyle [et al.] // *Annals of Botany*. — 2008. — Vol. 103. — P. 769—775.
5. *Assessment and prediction of viability and metabolic activity of *Tilia platyphyllos* in arid steppe climate of Ukraine* / Y. Lykholat, A. Alekseeva, N. Khromykh [et al.] // *Agriculture & Forestry*. — 2016. — Vol. 62(3). — P. 57—64.
6. *Bahuguna R.N.* Temperature regulation of plant phenological development / R.N. Bahuguna, K.S.V. Jagdish // *Environmental and Experimental Botany*. — 2015. — Vol. 111(3). — P. 83—90.
7. *Buschhaus C.* Chemical composition of the epicuticular and intracuticular wax layers on adaxial sides of *Rosa canina* leaves / C. Buschhaus, H. Herz, R. Jetter // *Annals of Botany*. — 2007. — Vol. 100 (6). — P. 1557—1564.
8. *Carins M.M.R.* Acclimation to humidity modifies the link between leaf size and the density of veins and stomata / M.M.R. Carins, G.J. Jordan, T.J. Brodribb // *Plant, Cell & Environment*. — 2013. — Vol. 37. — P. 124—131.
9. *Cuticular waxes in alpine meadow plants: climate effect inferred from latitude gradient in Qinghai-Tibetan Plateau* / Y. Guo, N. Guo, Y. He [et al.] // *Ecology and Evolution*. — 2015. — N 5(18). — P. 3954—3968.
10. *Duan Y.* Distribution and isotopic composition of n-alkanes from grass, reed and tree leaves along a latitudinal gradient in China / Y. Duan, J.X. He // *Geochemistry Journal*. — 2011. — Vol. 45. — P. 199—207.
11. *Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change* / F. Bussotti, M. Pollastrini, V. Holland [et al.] // *Environmental and Experimental Botany*. — 2015. — Vol. 111(3). — P. 91—113.
12. *Fatty acid elongase is required for shoot development in rice* / Y. Ito, F. Kimura, K. Hirakata [et al.] // *Plant J.* — 2011. — Vol. 66 (4). — P. 680—688.
13. *Grant B.W.* Environmental correlates of leaf stomata density teaching issues and experiments in ecology / B.W. Grant, I. Vatnick // *Teaching Issues and Experiments in Ecology*. — 2004. — N 1. — P. 1—24.
14. *James S.A.* Influence of light availability on leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* provenances / S.A. James, D.T. Bell // *Tree Physiol.* — 2000. — Vol. 20. — P. 1007—1018.
15. *Jetter R.* Localization of the transpiration barrier in the epi- and intracuticular waxes of eight plant species: water transport resistances are associated with fatty acyl rather than alicyclic components / R. Jetter, M. Riederer // *Plant Physiol.* — 2016. — Vol. 170. — P. 921—934.
16. *Leuzinger S.* Tree species diversity affects canopy leaf temperatures in a mature temperate forest / S. Leuzinger, C. Korner // *Agricultural and Forest Meteorology*. — 2007. — Vol. 146. — P. 9—37.
17. *Mosyakin S.L.* Vascular plants of Ukraine (Nomenclatural checklist) / S.L. Mosyakin, M.M. Fedoronchuk. — Kyiv: Naukova dumka, 1999. — 346 p.
18. *Muller C.* Plant surface properties in chemical ecology / C. Muller, M. Riederer // *Journal of Chemical Ecology*. — 2005. — Vol. 31(11). — P. 2621—2651.
19. *Ramirez-Valiente J.A.* Climatic origins predict variations in photo protective leaf pigments in response to drought and low temperature in live oaks (*Quercus series virentes*) / J.A. Ramirez-Valiente, K. Koehler, J. Cavender-Bares // *Tree Physiol.* — 2015. — Vol. 35(1). — P. 521—534.
20. *Seasonal variability of foliar photosynthetic and morphological traits and drought impacts in a Mediterranean mixed forest* / D. Sperlich, C. T. Chang, J. Penuelas [et al.] // *Tree Physiol.* — 2015. — Vol. 35(5). — P. 501—520.
21. *The presence of cutan limits the interpretation of cuticular chemistry and structure: *Ficus elastica* leaf as an example* / P. Guzmán-Delgado, J. Graça, V. Cabral [et al.] // *Physiologia Plantarum*. — 2016. — Vol. 157(2). — P. 205—220.

22. Two sides of a leaf blade: *Blumeria graminis* needs chemical cues in cuticular waxes of *Lolium perenne* for germination and differentiation / A. Ringelmann, M. Riedel, M. Riederer [et al.] // *Planta*. — 2009. — Vol. 230(1). — P. 95—105.
23. Yeats T.H. The formation and function of plant cuticles / T.H. Yeats, J.K. Rose // *Plant Physiol.* — 2013. — Vol. 163(1). — P. 5—20.

Рекомендувала В.А. Дерев'янку
Надійшла 01.02.2017

REFERENCES

1. Khromykh, N.A., Ivanko, I.A., Kovalenko, I.M., Lykholat, Y.V. and Alexeyeva, A.A. (2015), Vplyv asotsiovanykh z altytudoioi skhyly umov mikroklimatu ta osvitenosti na fiziolooho-biokhimichni protsesy v lystkakh derev prybezhnoho lisu [Influence of the slope altitude-associated microclimate and light conditions on the physiological and biochemical processes in leaves of coastal forest trees]. *Visnik Dnipropetrovskogo universitetu. Seria Biologia, ekologiya* [Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology], vol. 23(2), pp. 177—182.
2. Zayachuk, V.Y. (2008), *Dendrologiya* [Dendrology]. Lviv, Apriori, 656 p.
3. Zubrovskaya, O.M. and Gryshko, V.M. (2014), Zminy skladu poverhnevyyh lipidiv kutykuly *Populus italica* ta *Betula pendula* v umovah zabrudnennya [Changes of cuticle surface lipids of *Populus italic* and *Betula pendula* caused by pollution]. *Biologichniy Visnyk MDPU* [Biological Bulletin MDPU], vol. 4(2), pp. 142—158.
4. Fraser, L.H. and Greenall, A.C. (2008), Adaptive phenotypic plasticity of *Pseudoroegneria spicata*: response of stomatal density, leaf area and biomass to changes in water supply and increased temperature. *Annals of Botany*, vol. 103, pp. 769—775.
5. Lykholat, Y., Alekseeva, A., Khromykh, N. et al. (2016), Assessment and prediction of viability and metabolic activity of *Tilia platyphyllos* in arid steppe climate of Ukraine. *Agriculture & Forestry*, vol. 62(3), pp. 57—64.
6. Bahuguna, R.N. and Jagadish, K.S.V. (2015), Temperature regulation of plant phenological development. *Environmental and Experimental Botany*, vol. 111(3), pp. 83—90.
7. Buschhaus, C., Herz, H. and Jetter, R. (2007), Chemical composition of the epicuticular and intracuticular wax layers on adaxial sides of *Rosa canina* leaves. *Annals of Botany*, vol. 100 (6), pp. 1557—1564.
8. Carins, M.M.R., Jordan, G.J. and Brodrib, T.J. (2013), Acclimation to humidity modifies the link between leaf size and the density of veins and stomata. *Plant, Cell & Environment*, vol. 37, pp. 124—131.
9. Guo, Y., Guo, N., He, Y. et al. (2015), Cuticular waxes in alpine meadow plants: climate effect inferred from latitude gradient in Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecology and Evolution*, vol. 5(18), pp. 3954—3968.
10. Duan, Y. and He, J.X. (2011), Distribution and isotopic composition of n-alkanes from grass, reed and tree leaves along a latitudinal gradient in China. *Geochemistry Journal*, vol. 45, pp. 199—207.
11. Bussotti, F., Pollastrini, M., Holland, V. et al. (2015), Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. *Environmental and Experimental Botany*, vol. 111(3), pp. 91—113.
12. Ito, Y., Kimura, F., Hirakata, K. et al. (2011), Fatty acid elongase is required for shoot development in rice. *Plant*, vol. 66(4), pp. 680—688.
13. Grant, B.W. and Vatnick, I. (2004), Environmental correlates of leaf stomata density teaching issues and experiments in ecology. *Teaching Issues and Experiments in Ecology*, vol. 1, pp. 1—24.
14. James, S.A. and Bell, D.T. (2000), Influence of light availability on leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* provenances. *Tree Physiol*, vol. 20, pp. 1007—1018.
15. Jetter, R. and Riederer, M. (2016), Localization of the transpiration barrier in the epi- and intracuticular waxes of eight plant species: water transport resistances are associated with fatty acyl rather than alicyclic components. *Plant Physiol.*, vol. 170, pp. 921—934.
16. Leuzinger, S. and Körner, C. (2007), Tree species diversity affects canopy leaf temperatures in a mature temperate forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, vol. 146, pp. 9—37.
17. Mosyakin, S.L. and Fedoronchuk, M.M. (1999), *Vascular plants of Ukraine (Nomenclatural checklist)*. Kyiv: Naukova dumka, 346 p.
18. Muller, C. and Riederer, M. (2005), Plant surface properties in chemical ecology. *Journal of Chemical Ecology*, vol. 31 (11), pp. 2621—2651.
19. Ramirez-Valiente, J.A., Koehler, K. and Cavender-Bares, J. (2015), Climatic origins predict variations in photo protective leaf pigments in response to drought and low temperature in live oaks (*Quercus series virentes*). *Tree Physiology*, vol. 35(1), pp. 521—534.
20. Sperlich, D., Chang, C.T., Penuelas, J. et al. (2015), Seasonal variability of foliar photosynthetic and morphological traits and drought impacts in a Mediterranean mixed forest. *Tree Physiology*, vol. 35(5), pp. 501—520.
21. Guzmán-Delgado, P., Graça, J., Cabral, V. et al. (2016), The presence of cutan limits the interpretation of cuticular chemistry and structure: *Ficus elastica* leaf as an example. *Physiologia Plantarum*, vol. 157(2), pp. 205—220.
22. Ringelmann, A., Riedel, M., Riederer, M. et al. (2009), Two sides of a leaf blade: *Blumeria graminis* needs chemical cues in cuticular waxes of *Lolium perenne* for germination and differentiation. *Planta*, vol. 230 (1), pp. 95—105.
23. Yeats, T.H. and Rose, J.K. (2013), The formation and function of plant cuticles. *Plant Physiol.*, vol. 163(1), pp. 5—20.

Recommended by V.A. Derevjanko
Received 01.02.2017

Ю.В. Лихолат¹, Н.А. Хромых¹, А.А. Алексеева¹,
О.И. Серга², Б.Е. Якубенко², И.А. Григорюк²

¹ Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, Украина, г. Днепр

² Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины, Украина, г. Киев

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ УСТЬИЦ И СОСТАВ КУТИКУЛЯРНЫХ ВОСКОВ ЛИСТЬЕВ ЛИПЫ ВОЙЛОЧНОЙ (*TILIA TOMENTOSA* MOENCH) В УСЛОВИЯХ ОСВЕЩЕНИЯ И ЗАТЕНЕНИЯ

Цель — определить отличия в морфологических показателях устьиц и составе кутикулярных восков листьев липы войлочной (*Tilia tomentosa* Moench) в условиях освещения и затенения.

Материал и методы. Для исследования отбирали оптимально развитые неповрежденные листья липы войлочной. Состав поверхностных восков изучали методом капиллярной газовой хроматографии. Количество и размер замыкающих клеток устьиц определяли на отпечатках эпидермиса на абаксиальной стороне листьев растений.

Результаты. Установлены адаптивные изменения в листьях липы войлочной в условиях увеличения интенсивности освещения и температуры и снижения влажности воздуха.

Вывод. В условиях освещения увеличиваются площадь листовой пластинки, масса единицы площади листьев, плотность устьиц и содержание длинноцепочечных компонентов в составе кутикулярных восков, а длина и ширина устьиц уменьшаются по сравнению с зелеными листьями.

Ключевые слова: *Tilia tomentosa* Moench, устьица, кутикулярные воска, абиотические факторы, устойчивость растений, акклимация растений.

Yu. V. Lykholat¹, N. O. Khromykh¹, A. A. Alekseeva¹,
O. I. Serga², B. E. Yakubenko², I. P. Grigoryuk²

¹ Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Ukraine, Dnipro

² National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, Ukraine, Kyiv

MORPHOLOGICAL PARAMETERS OF STOMATA AND THE CUTICULAR WAXES COMPOSITION OF SILVER LINDEN (*TILIA TOMENTOSA* MOENCH) LEAVES UNDER CONDITIONS OF LIGHTING AND SHADING

Objective — to determine the differences in the morphological parameters of stomata and the component composition of cuticular waxes of silver linden (*Tilia tomentosa* Moench) leaves under conditions of lighting and shading in the crown of a tree.

Material and methods. The sun-adapted and shade-adapted fully developed leaves of silver linden were selected as the test objects in our study. The component composition of the cuticular waxes was investigated by gas chromatography method, and stomata size and quantity values were determined on the epidermal imprints of the abaxial side of leaves.

Results. The adaptive changes in leaves of the alien invasive plant species silver linden were established under conditions of increasing light intensity and temperature and reducing air humidity.

Conclusion. The leaf surface area, leaf weight per unit area, density of stomata, and the content of the long chain components of the cuticular waxes increase, the length and the width of stomata decrease under conditions of lighting.

Key words: *Tilia tomentosa* Moench, stomata, cuticular waxes, abiotic factors, plant resistance, acclimation of plants.