

АНАТОМІЧНА ТА МОРФОЛОГІЧНА БУДОВА ЛИСТКІВ *AGAVE* L. (*AGAVACEAE*) ЗА УМОВ ОРАНЖЕРЕЙНОЇ КУЛЬТУРИ

Н. Нужина*, М. Гайдаржи

ННЦ «Інститут біології»
Київського національного університету імені Тараса Шевченка
вул. Симона Петлюри, 1, Київ 01032, Україна
e-mail: nuzhynan@gmail.com

Надана порівняльна характеристика анатомо-морфологічної будови листків і проаналізовано кореляційні зв'язки між морфометричними та кількісними їх показниками у 9 видів рослин роду *Agave* L., з двох підродів: підрід *Littaea* (*Agave attenuata*, *A. filifera*, *A. geminiflora*, *A. mitis*) та підрід *Agave* (*A. americana*, *A. fourcroydes*, *A. sisalana*, *A. vivipara*, *A. stricta*). У межах роду виявлено кілька типів епідермальних клітин: з тонкою кутикулою та кутикулярними папілами в *A. attenuata*, *A. mitis* і *A. sisalana*; клітини епідерми келихоподібної форми в *A. geminiflora*, *A. fourcroydes* та *A. filifera*; зовнішня клітинна стінка куполоподібної форми з товстою кутикулою в *A. americana*, *A. stricta*, *A. vivipara*. Будова зовнішньої епідермальної стінки може слугувати додатковим таксономічним критерієм, що відрізняє *A. sisalana* від *A. americana* та *A. vivipara*. Вперше було виявлено негативну кореляцію між шириною продохів і розмірами листка, та позитивну – між шириною продохів, кількістю листків у розетці та ступенем лігніфікації флоєми. Розглянуті морфологічні й анатомічні показники листків не можуть використовуватись як діагностичні ознаки певного підроду.

Ключові слова: *Agave* L., листок, анатомія, морфологія.

Еколого-морфологічну групу – сукуленти умовно поділяють на листові та стеблові, залежно від місцезнаходження водоносною тканини. У листових сукулентів водозапасаюча паренхіма розташована в центральній частині листків, які в більшості мають розеткове листкорозміщення, що, ймовірно, є пристосувальною ознакою в умовах високих температур і повітряної посухи.

Рід *Agave* L. (*Agavaceae*) є другим найбільшим за обсягом серед листових сукулентів класу Liliopsida після роду *Aloe* L. і налічує понад 220 видів. Арéal роду охоплює Південну, центральну і Північну Америку, але найбільша кількість видів характерна для Мексики, де рослини трапляються на схилах гір і горбів, часто домінують у саванових формаціях або в заростях колючих чагарників та гірських соснових лісах [1, 10].

Представники роду *Agave* мають виключно розеткове листкорозміщення. Листки стеблообгортні, широкотрикутні, видовженотрикутні, ланцетоподібні або шилоподібні, від сизо-зелених до темно-зелених, від 3–4 см до 100–150 см і більше завдовжки та від 0,5–1,0 см до 10–20 см завширшки у середній частині. Краї листків з більш-менш крупними зубцями, зрідка цілісні; апікальна частина з міцним шипом або рідше з м'якою щетинкою. Рослини мають від 15–20 до 100 і більше листків у розетці залежно від виду. Тривалість життя листків як у природі, так і в культурі триває від 4 до 6 і більше років. Молоді листки у представників роду *Agave* направлені майже вертикально вгору, з часом вони займають положення вгору і в бік, а старі листки вилягають на ґрунт. Представники роду *Agave* – монокарпічні рослини, мають редуковане стебло і ортотропний напрямок росту осі пагона [11].

Рід *Agave* в Ботанічному саду ім. акад. О.В. Фоміна представлений 38 таксонами, представники яких відрізняються за формою, кольором і розмірами листків, особливостями пагоноутворення та здатністю до цвітіння в умовах інтродукції [3, 4]. Наші спостереження показали, що коренева система рослин роду слабо розвинута і, як у значної частини розеткових сукулентних представників класу однодольних, може легко втрачатися при надмірному або недостатньому зволоженні. Цвітіння *Agave* пов'язано з поживними речовинами і вологою, що накопичені в листках, адже на момент цвітіння корені також більшою частиною відмирають. Таким чином, структурною основою для виживання рослини в несприятливих умовах та при настанні генеративного періоду є листки [8]. Значною проблемою при утриманні рослин цього роду в умовах оранжерей є уточнення ботанічних назв до настання генеративного періоду, особливо видів з підроду *Agave*, що мають схожі за морфологією листки. Серед досліджуваних нами рослин такими є *A. americana* Linne, *A. sisalana* Perrine, *A. vivipara* Linne. Наявні в літературі дані щодо анатомічної будови листків рослин роду *Agave* присвячені переважно взаємозв'язкам родів у родині *Agavaceae*, відмінності будови листків у апікальній, медіальній і базальній частинах, та висвітлюють лише окремі види роду [9, 12, 13].

Метою нашого дослідження було провести порівняльний аналіз анатомічної та морфологічної будови листків рослин роду *Agave* з колекції Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна (додавши види, анатомічного опису яких немає в літературі – *A. mitis*, *A. vivipara*) та з'ясувати, чи існують анатомічні особливості листків, які будуть характерними для певних підродів і які матимуть таксономічне значення на видовому рівні.

Матеріали та методи

Об'єктом дослідження були 9 видів роду *Agave*, що належать до двох підродів: підрід *Littaea* (Tagliabue) Baker: *Agave attenuata* Salm-Dyck, *A. filifera* Salm-Dyck, *A. geminiflora* (Tagliabue) Ker Gawler, *A. mitis* Martius (*A. celsii* Hooker); підрід *Agave* Linne: *A. americana* Linne, *A. fourcroydes* Lemaire (*A. ixtlii* hort ex A. Berger), *A. sisalana* Perrine, *A. vivipara* Linne (*A. angustifolia* Haworth.), *A. stricta* Salm-Dyck. Вік досліджуваних рослин понад 20 років. Для досліджень брали серединні частини листків зі середнього ярусу розетки.

За допомогою заморожуючого мікротому виготовляли поперечні зрізи товщиною 15–20 мкм, які зафарбовували сафраніном [7]. При описуванні епідерми листової пластинки використовували методики Захаревича і Баранової [2, 5]. Виміри проводили за допомогою програми Image J та окуляр-мікромметра на мікроскопі XSP-146TR. Статистичну обробку даних проводили за допомогою програми Statistica 8.0, достовірність результатів визначали за t-критерієм Стьюдента, кореляційні зв'язки – за коефіцієнтом Пірсона. В таблицях представлено середнє значення \pm середнє квадратичне відхилення. Фотографії зроблені за допомогою цифрової камери Canon Power Shot A630.

Результати і їхнє обговорення

Анатомічна будова листової пластинки

Встановлено, що листки досліджуваних видів мають багато спільних ознак: вони є амфістоматичні з тетрацитними продихами (рис. 1), які трохи заглиблені й оточені потужними кутикулярними валиками (рис. 2). Наявна товста кутикула на поверхні листків, диференціація мезофілу на хлоренхіму та водоносну паренхіму, провідні пучки закритого типу та рафіди оксалату кальцію в клітинах хлоренхіми.

У більшості видів продихи щільніше розміщені на адаксіальному боці листка (табл. 1), проте розміри продихів (у першу чергу довжина) у всіх видів, крім *A. americana*, більші з абаксіального боку. Найбільші продихи характерні для *A. stricta*, найменші – для

A. sisalana. Найбільша щільність продихів спостерігалась у *A. geminiflora*, а найменша – у *A. fourcroydes*. Площа клітин епідерми більша для нижнього боку у всіх досліджених видів роду. Порівняно з іншими дослідженими видами, великі клітини епідерми спостерігаються у *A. americana* та *A. vivipara*, тоді як дрібні клітини наявні у *A. mitis* і *A. stricta*.

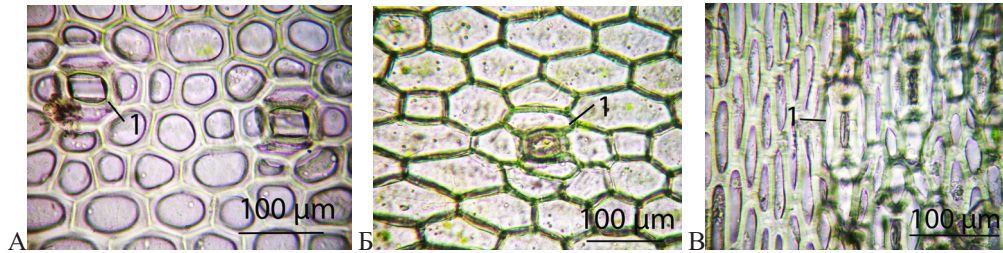


Рис. 1. Адаксіальна епідерма листка представників роду *Agave*: А) *A. fourcroydes*, Б) *A. vivipara*, В) *A. stricta*: 1 – тетрацитний продих.

Епідерма всіх досліджених видів (крім *A. attenuata*) має потовщені стінки клітин: лише зовнішні периклінальні клітинні стінки у *A. americana* та *A. vivipara*, або і зовнішні, і антиклінальні стінки клітин у всіх інших досліджуваних видів (рис. 1, А, Б, рис. 2). У представників роду товщина зовнішніх клітинних стінок становить у середньому 1/3 від товщини епідермальної клітини. Кутикула у *A. attenuata*, *A. mitis* і *A. sisalana* формує папіли (рис. 2, А). Значне потовщення зовнішньої й апікальної частини антиклінальних клітинних стінок епідерми в *A. geminiflora*, *A. fourcroydes* і *A. filifera* спричиняє келихоподібну форму клітин епідерми (рис. 2, Г). Разом із цим, потовщення кутикули, особливо в ділянці бічних стінок цих видів, надає поверхні епідерми рівного вигляду. Зовнішня клітинна стінка в *A. americana*, *A. stricta*, *A. vivipara* куполоподібної форми з товстою кутикулою (рис. 2, В). Всі види (крім *A. stricta*) мають прямолінійні обриси та багатокутну проекцію епідермальних клітин з обох боків листової пластинки. Слід зауважити, що з двох видів, які мають шилоподібні листки, тільки у *A. stricta* епідермальні клітини мають витягнуту проекцію (рис. 1, В). Найтовща епідерма та товста кутикула характерні для *A. geminiflora*, найтонша епідерма та кутикула – для *A. mitis*. Разом з цим, *A. americana* має найтовстішу зовнішню клітинну стінку при кутикулі середньої товщини (табл. 2). У досліджених видів роду спостерігається тенденція до потовщення епідерми та зовнішньої клітинної стінки з абаксіального боку.

Під епідермою розміщено 4–6 рядів хлоренхіми, що складаються з клітин округлої (*A. stricta*, *A. sisalana*, *A. filifera* і *A. mitis*) або овальної форми (у інших видів) та поступово переходять у водозапасаючу паренхіму. Лише у *A. attenuata* клітини хлоренхіми чіткої прямокутної форми. Хлорофілоносна тканина розвинута помірно відносно такої у інших 8 видів і становить у середньому 1/6 від товщини листової пластинки (табл. 2, 3). Хлоренхіма у *A. stricta* розвинута найменше і займає близько 1/14 від товщини листової пластинки. З адаксіального боку хлоренхіма достовірно товща у представників роду, ніж з абаксіального.

У товщі хлоренхіми та паренхіми у всіх розглянутих видів розміщені включення оксалату кальцію: поодинокі кристали (*A. stricta*, *A. sisalana*, *A. filifera*, *A. vivipara*, *A. americana*), окремі рафіди (*A. americana*, *A. attenuata*, *A. fourcroydes*, *A. mitis*, *A. geminiflora*), пачки рафід (*A. mitis*, *A. filifera*). Найбільше включень оксалатів спостерігається у *A. americana* і *A. mitis*.

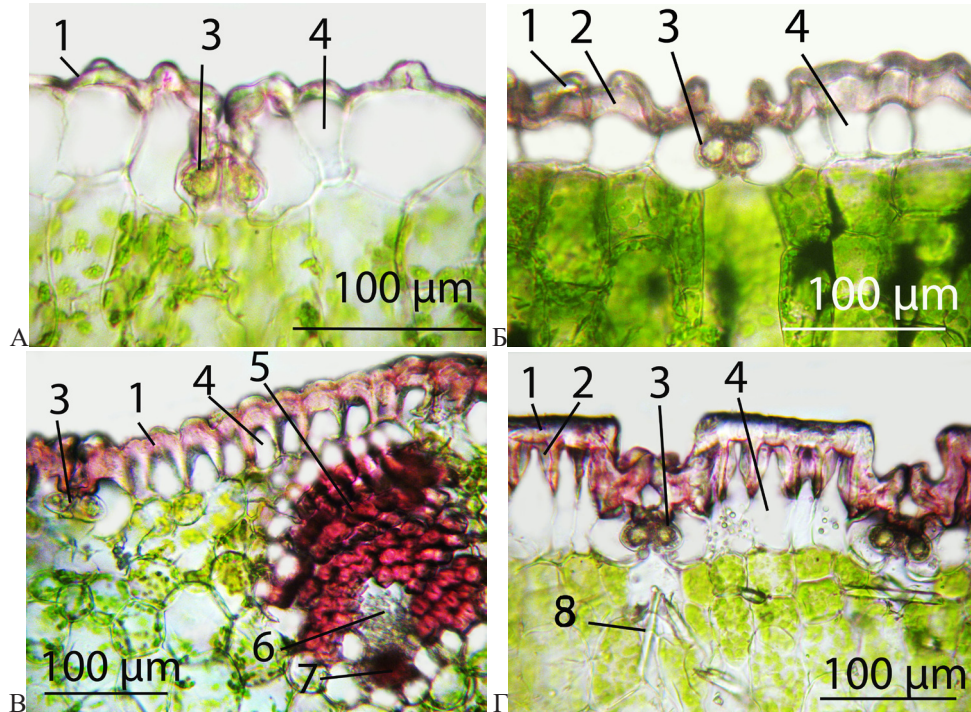


Рис. 2. Поперечний переріз листка представників роду *Agave*: А) *A. attenuata*, Б) *A. americana*, В) *A. stricta*, Г) *A. geminiflora*: 1 – кутикула, 2 – потовщена зовнішня клітинна стінка епідерми, 3 – продиховий комплекс із кутикулярними валиками, 4 – основні клітини епідерми, 5 – склеренхімні волокна, 6 – флоема, 7 – ксилема, 8 – рафіди оксалату кальцію.

Таблиця 1

Морфометричні та кількісні показники епідерми листків представників роду *Agave*

Вид і тип епідерми (ад./аб.)	К-сть продихів, шт./мм ²	Довжина продихів, мкм	Ширина продихів, мкм	Площа епідермоцитів, мкм ²
підрід <i>Littaea</i>				
<i>A. attenuata</i> (ад.)	26,8±3,7*	42,2±2,	24,9±0,1	1574±623
<i>A. attenuata</i> (аб.)	11,8±1	43,7±3,7	24,9±0,1	1705±508
<i>A. filifera</i> (ад.)	24,2±5,9*	36,9±7,4*	26,5±6,2	1082±302*
<i>A. filifera</i> (аб.)	12,3±2,8	41,6±0,1	27,1±3,7	1237±241
<i>A. geminiflora</i> (ад.)	39,3±2,4*	50,5±5,7*	41,6±4,3	1007±206
<i>A. geminiflora</i> (аб.)	31,1±3,3	57,8±7,1	41,6±4,3	1034±314
<i>A. mitis</i> (ад.)	35,6±5,7*	19,9±3,4	18,7±6,1	890±350
<i>A. mitis</i> (аб.)	25,2±1	24,9±1,7	18,9±1,9	966±212
підрід <i>Agave</i>				
<i>A. stricta</i> (ад.)	18,8±6,9	65,6±4,2*	41,1±2,1	912±267*
<i>A. stricta</i> (аб.)	19,4±4,4	92,7±4,2	42,7±2,8	1122±360
<i>A. americana</i> (ад.)	16±5,5	38,8±5,2*	28,2±3,7*	2252±877
<i>A. americana</i> (аб.)	14,5±5,1	31,7±4,6	22,2±5,2	2277±582
<i>A. fourcroydes</i> (ад.)	11,5±1,1	46,7±5,2	33,3±6,1	1689±521
<i>A. fourcroydes</i> (аб.)	12,6±2,3	48,9±4,2	29,2±4,3	1745±595
<i>A. sisalana</i> (ад.)	15,9±7*	24,1±3,4*	17,9±1,8*	1608±371
<i>A. sisalana</i> (аб.)	11,5±4,8	32,9±6,6	25,1±4,8	1677±510
<i>A. vivipara</i> (ад.)	12,9±2*	41,1±2,1*	24,9±0,1*	2092±724
<i>A. vivipara</i> (аб.)	23,6±1,5	55,2±6	29,2±4,3	2129±515

Примітка. * – достовірна відмінність від абаксiального боку ($P < 0,05$).

Таблиця 2

Морфометричні показники листків представників роду *Agave*

Вид	Товщина епідерми, мкм		Товщина зовн. кліт. стінки, мкм		Товщина хлоренхіми, мкм		Луб'яні волокна, мкм		
	адакс.	абакс.	адакс.	абакс.	адакс.	абакс.	діаметр	товщина стінок	к-сть у пучку
Підрід <i>Littaea</i>									
<i>A. attenuata</i>	42±5	43±3	10±2	11±2	712±84*	376±43	8,6±3,48	0,92±0,4	86±7
<i>A. filifera</i>	35±3	38±3	11±3*	20±5	224±28*	148±46	12,4±3,1	3,94±0,3	67±6
<i>A. geminiflora</i>	96±5	97±8	29±5	29±8	400±27*	348±33	16,5±3,4	4,32±0,5	175±23
<i>A. mitis</i>	30±5*	35±4	14±3	13±2	340±60*	184±39	16,5±3,2	3,65±0,7	135±13
Підрід <i>Agave</i>									
<i>A. stricta</i>	47±7	50±8	21±3	23±3	204±23*	92±19	11,3±3,6	6,20±2,4	93±9
<i>A. americana</i>	58±6	60±7	34±5	33±7	840±86*	684±51	18,9±3,7	1,54±1,3	160±16
<i>A. fourcroydes</i>	48±4	49±5	10±3*	17±4	352±32	332±38	21,3±4,2	4,39±0,8	75±8
<i>A. sisalana</i>	55±7*	68±10	22±5*	27±3	488±67	444±51	19,8±2,7	4,65±1,1	68±5
<i>A. vivipara</i>	61±4	65±4	20±5	24±4	560±50*	456±60	19,2±2,9	2,72±0,8	150±17

Примітка. * – достовірна відмінність від абаксiального боку ($P < 0,05$).

Провідні пучки в *A. stricta* розміщені близько до епідерми і містять потужні тяжі склеренхімних волокон над флоемою. В інших досліджених видів провідні пучки закритого типу, оточені великими клітинами обкладки, розміщені у товщі хлоренхіми та водозапасаючої паренхіми. Флоема розвинута краще, ніж ксилема, наявні масивні скупчення лігніфікованих волокон первинної флоєми. Кількість провідних пучків у листку залежить від розмірів листка (більша кількість у відносно товстих і широких листках). *A. stricta* має середню кількість дуже товстостінних волокон у пучку, майже без просвітів. *A. filifera* має теж товстостінні волокна при порівняно малій їх кількості в пучку. *A. geminiflora* та *A. mitis* мають велику кількість волокон у пучках поряд зі середнім діаметром волокон, тоді як *A. fourcroydes* та *A. sisalana* мають більші діаметри волокон при меншій їх кількості в пучках. *A. sisalana* традиційно використовується як джерело волокон [15], що пов'язано в першу чергу з великою довжиною листків, а отже, і волокон (табл. 3). Для *A. americana* та *A. vivipara* характерна велика кількість тонкостінних склеренхімних волокон великого діаметра над діючою флоемою (табл.2).

У всіх видів розвинута водозапасаюча паренхіма, що характерно для багатьох листкових сукулентів. За відсотком товщини водозапасаючої паренхіми досліджені види можна рангувати від найбільшого: *A. stricta* (93%), *A. filifera* (89%), *A. mitis* (86%), *A. geminiflora* (82%), *A. fourcroydes* (81%), *A. sisalana* (80%), *A. vivipara* (74%), *A. attenuata* (69%), *A. americana* (66%). Цікаво відмітити, що товщина листків у досліджених нами видів роду *Agave* збільшується значною мірою за рахунок потовщення хлоренхіми, а не водозапасаючої тканини (табл. 2, 3).

Морфологічна будова листка та аналіз даних

Досліджуючи морфологічну будову листків вибраних представників роду *Agave*, можна помітити, що для підроду *Agave* характерні види з видовженотрикутними листками, тоді як підрід *Littaea* включає види з ланцетоподібними, шилоподібними та видовженотрикутними листками (табл. 3). Крім того, всі досліджувані види з вузькими шилоподібними листками мають значну кількість листків у розетці. Види підроду *Agave* мають довші та ширші листки (щодо іншого підроду), переважно вкриті товщим восковим шаром, що надає листкам сизого кольору. Нами не було виявлено чітких залежностей морфометричних і кількісних параметрів листків, типу включень оксалатів кальцію, форми зовнішньої клітинної стінки епідерми від приналежності до того чи іншого підроду. Такі результати доповнюють і підтверджують літературні дані для окремих видів [9, 13].

Таблиця 3.

Характеристика листків досліджуваних видів роду *Agave* (в умовах інтродукції)

Вид	К-сть листків у розетці, шт.	Форма листків	Ширина, см (в сер. частині листка)	Товщина, см (в сер. частині листка)	Довжина листка, см	Колір листків
Підрид <i>Littaea</i>						
<i>A. attenuata</i>	17±3	ланцетоподібні	10±1,3	1,7±0,06	60±9,8	сизий
<i>A. filifera</i>	100±9	видовженотрикутні	1,8±0,3	1,6±0,04	24,4±1,7	темно-зелений
<i>A. geminiflora</i>	100±7	шилоподібні	0,5±0,02	0,5±0,01	46±5,4	темно-зелений
<i>A. mitis</i>	30±4	ланцетоподібні	6,2±0,9	1,5±0,07	42±3,9	світло-зелений
Підрид <i>Agave</i>						
<i>A. stricta</i>	100±12	шилоподібні	0,8±0,04	0,6±0,01	100±12,5	сизий
<i>A. americana</i>	20±2	видовженотрикутні	8,5±0,9	3,0±0,09	104±10,9	сизий
<i>A. fourcroydes</i>	52±7	видовженотрикутні	6,2±0,7	1,5±0,05	70±7,2	зелений
<i>A. sisalana</i>	50±11	видовженотрикутні	6,5±0,7	1,4±0,05	102±10,3	сизий
<i>A. vivipara</i>	40±8	видовженотрикутні	7,8±0,5	1,3±0,08	96±5,9	сизий

У результаті проведення кореляційного аналізу досліджуваних анатомічних ознак рослин роду *Agave* (табл. 4) виявлено позитивну кореляцію між товщиною адаксіальної епідерми, зовнішньої клітинної стінки адаксіальної епідерми, товщиною абаксіальної епідерми, його зовнішньої клітинної стінки, кількістю продохів на одиницю поверхні абаксіального боку. Щільність продохів з адаксіального боку достовірно зменшується при збільшенні площі епідермальних клітин з обох боків листової пластинки, що цілком логічно. Також відмічено позитивну кореляцію між розмірами продохів з обох боків листка. Цікаво відмітити негативну залежність ширини продохів нижнього боку листка з товщиною і шириною листової пластинки, а також збільшення ширини продохів при збільшенні кількості листків у розетці. Закономірно спостерігається зменшення ширини листків при збільшенні кількості листків у розетці, що дає змогу краще поглинати сонячну енергію. Однак хлоренхіма з обох боків достовірно потоншується при збільшенні кількості листків. Можливо, це пов'язано зі зменшенням товщини самого листка, однак ми не виявили достовірної кореляції між товщиною листка та кількістю листків у розетці. Виявлено, що при збільшенні довжини, ширини й товщини листка відбувається збільшення площі клітин обох епідерм і збільшення товщини верхньої та нижньої хлоренхіми. Також позитивний зв'язок є між товщиною адаксіальної й абаксіальної хлоренхіми.

З кореляційної таблиці видно, що діаметр склеренхімних волокон, які оточують провідні пучки, не залежить від жодного вимірюваного нами параметра, проте виявлений негативний зв'язок між товщиною клітинної стінки склеренхімних волокон і товщиною адаксіальної хлоренхіми, товщиною та шириною листка. При збільшенні кількості листків у розетці, навпаки, відмічена більша лігніфікація первинної флоєми. Оскільки луб'яні волокна агав активно використовуються у промисловості [16], то, на нашу думку, ці дані можуть бути важливими при виборі сировини. Як відомо з літературних джерел, механічні тканини провідних пучків розвинені у більшості рослин посушливих місць і виконують роль «арматури» [13, 16]. Привертає увагу той факт, що багатоліткові агави, такі як *A. stricta* та *A. filifera*, в умовах оранжерей, незважаючи на невелику кількість луб'яних волокон, не втрачають форму листка до повного його відмирання. Оскільки луб'яні волокна цих видів мають малі діаметри при значній лігніфікації стінок (табл. 2), то можна припустити, що відсутність просвітів у волокнах флоємно-склеренхіми є важливішим чинником малої гнучкості листків, порівняно з діаметром і кількістю волокон.

Порівняння анатомо-морфологічної структури листових пластинок сукулентних представників класу *Monocotyledons*: *Agave* (природний ареал охоплює Південну,

Таблиця 4

Кореляційна таблиця товщини анатомічних структур листків представників роду *Agave* (при $P < 0,05$)

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1 S кл. епідерми ад.	0,99	0,49	-0,61	-0,69	-0,19	-0,31	-0,26	-0,30	-0,39	0,13	0,01	0,83	0,14	0,07	0,94	0,54	0,86	0,68	-0,63
2 S кл. епідерми аб.	1,00	0,42	-0,60	-0,73	-0,15	-0,30	-0,32	-0,24	-0,38	0,07	-0,05	0,84	0,08	0,02	0,93	0,55	0,85	0,69	-0,62
3 діаметр склер. волокон	1,00	0,11	-0,40	-0,34	-0,17	0,09	-0,34	-0,21	0,31	0,24	0,12	0,38	0,32	0,48	-0,00	0,61	0,13	-0,19	
4 товщина стінки волокон	1,00	-0,01	0,34	0,43	0,22	0,55	0,60	0,07	0,08	-0,84	0,13	0,16	-0,66	-0,71	-0,31	-0,79	0,77		
5 к-сть продихів ад.	1,00	-0,08	0,14	0,49	-0,13	0,12	0,20	0,35	-0,38	0,16	0,20	-0,53	-0,15	-0,66	-0,32	0,19			
6 довжина продихів ад.	1,00	0,91	0,37	0,92	0,85	0,31	0,23	-0,32	0,20	0,22	-0,36	-0,48	-0,23	-0,48	0,54				
7 ширина продихів ад.	1,00	0,54	0,78	0,89	0,53	0,50	-0,47	0,41	0,48	-0,41	-0,54	-0,31	-0,65	0,66					
8 к-сть продихів аб.	1,00	0,40	0,61	0,73	0,72	-0,39	0,68	0,63	-0,30	-0,43	-0,15	-0,50	0,37						
9 довжина продихів аб.	1,00	0,89	0,25	0,15	-0,45	0,19	0,17	-0,47	-0,60	-0,20	-0,58	0,62							
10 ширина продихів аб.	1,00	0,58	0,48	-0,60	0,53	0,51	-0,52	-0,71	-0,26	-0,76	0,78								
11 товщина епідерми ад.	1,00	0,91	-0,08	0,98	0,92	0,13	-0,27	0,25	-0,33	0,29									
12 товщина зовн.кл.ст. ад.	1,00	-0,07	0,89	0,97	0,12	-0,04	0,17	-0,39	0,27										
13 товщина хлоренхіми ад.	1,00	-0,07	-0,11	0,91	0,78	0,72	0,88	-0,87											
14 товщина епідерми аб.	1,00	0,91	0,17	-0,26	0,33	-0,31	0,26												
15 товщина зовн.кл.ст. аб.	1,00	0,14	-0,07	0,22	-0,46	0,38													
16 товщина хлоренхіми аб.	1,00	0,69	0,88	0,74	-0,73														
17 товщина листка	1,00	0,39	0,58	-0,64															
18 довжина листка	1,00	0,56	-0,57																
19 ширина листка	1,00	-0,96																	
20 к-сть листків у розетці	1,00																		

Примітка. S кл. – площа клітин, ад. – адаксіальний, аб. – абаксіальний, склер. – склеренхіма, к-сть – кількість, зовн.кл.ст. – зовнішня клітинна стінка.

центральної і Північної Америки) та *Haworthia* Duval (батьківщиною якого є Південна Африка) показали наявність у межах цих родів близьких адаптивних ознак епідерми [14], що безперечно є наслідком конвергенції. Зокрема, це куполоподібна або пряма зовнішня клітинна стінка епідерми, товста кутикула, келихоподібні клітини епідерми за рахунок потовщення апікальних частин антиклінальних стінок, наявність кутикулярних валиків над продиховим апаратом, наявність або відсутність воскового нальоту тощо. Необхідно відмітити, що анатомо-морфологічне дослідження сукулентних представників роду *Euphorbia* L. (родина Euphorbiaceae, клас Dicotyledons) показало наявність близьких за будовою особливостей епідерми однорічних пагонів до листків згаданих вище родів [6]. Таким чином, явище конвергенції епідермальних тканин характерно в цілому для сукулентів як листових, так і стеблових.

У результаті проведеного дослідження нами було виявлено закономірності анатомічної будови листків агав, що можуть бути використані для кращого розуміння адаптивних стратегій агав і сукулентних рослинних організмів загалом. Листки досліджуваних представників роду *Agave* мають багато спільних ксероморфних рис, що дало їм змогу адаптуватися до аридних умов у місцях їх природного зростання. Нами вперше було виявлено негативну кореляцію між шириною продихів нижнього боку листка та товщиною і шириною листової пластинки, а також збільшення ширини продихів при збільшенні кількості листків у розетці. При збільшенні кількості листків у розетці відмічена більша лігніфікація первинної флоєми. На відміну від літературних даних [13], нами було виявлено окремі рафіди в мезофілі *A. geminiflora*. Вперше були описані анатомічні особливості листків *A. mitis* та *A. vivipara*.

У межах роду трапляється кілька типів зовнішньої стінки епідермальних клітин: тонка кутикула у *A. attenuata*, *A. mitis* і *A. sisalana* формує папіли; значне потовщення кутикули та зовнішньої клітинної стінки надає клітинам епідерми келихоподібної форми *A. geminiflora*, *A. fourcroydes* та *A. filifera*; зовнішня клітинна стінка в *A. americana*, *A. stricta*, *A. vivipara* куполоподібної форми з товстою кутикулою. Саме будова зовнішньої епідермальної стінки може слугувати додатковим таксономічним критерієм, що відрізняє *A. sisalana* від *A. americana* та *A. vivipara*. Проте розглянуті морфологічні, морфометричні, кількісні та якісні анатомічні показники листків не можуть використовуватись як додаткові діагностичні ознаки певного підроду.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Андерсон Т. Кактусы и суккуленты. М.: Изд. дом «Ниом 21-й век», 2002. 264 с.
2. Баранова М. Классификация морфологических типов устьиц // Ботан. журнал. 1985. 70 (12). С. 1585–1595.
3. Гайдаржи М. Биоморфология растений рода *Agave* L. // Биологические типы Христиана Раункиера и современная ботаника: материалы Всерос. науч. конф. (Киров, 2010). С. 190–193.
4. Гайдаржи М., Нікітіна В. Генеративний період рослин роду *Agave* L. // Вісн. Київ. ун-ту. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. 2007. Вип. 12. С. 10–13.
5. Захаревич С. К методике описания листа // Вестн. Ленинград. ун-та. 1954. № 4. С. 65–75.
6. Калашиник С. О. Стратегії структурних пристосувань сукулентних представників роду *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae): автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.05. К., 2013. 20 с.
7. Паушева З. Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат, 1988. 271 с.

8. Хо́рряков А. П. Соматическая эволюция однодольных. М.: Наука, 1975. 196 с.
9. Blunden G., Yi Yi, Jewers K. The comparative leaf anatomy of *Agave*, *Beschorneria*, *Dorranthes* and *Furcraea* species (Agavaceae: Agaveae) // Bot. J. Linnean Society. 1973. Vol. 66(2). P. 157–179.
10. Bramwell D., Zoe Brawell Palmitos Park. Madrid: Grafur, 1984. 117 p.
11. Egli Hek Ed. U. Hartmann. Illustrated Handbook of Succulent Plants: Monocotyledons. Berlin; Heidelberg; New-York; Barselona, 2001. 354 p.
12. Meyer F. J. Beitrage zur Kenntnis der Assimilationsgewebe. Isodiarnetrische Assimilationszellen // Ber. dt. bot. Ges. 1959. Vol. 72. P. 25–36.
13. Muller C. Beitrage zur vergleichenden Anatomie der Blatter der Gattung *Agave* und ihrer Verwertung fur die Unterscheidung der Arten // Bot. Ztg. 1909. Vol. 67. P. 93–139.
14. Nuzhyna N. V., Gaydarzhy M. N. Comparative characteristics of anatomical and morphological adaptations of plants of two subgenera *Haworthia* Duval (Asphodelaceae) to arid environmental conditions // Acta Agrobotanica. 2015. Vol. 68. N 1. P. 23–31.
15. Tripathi Y. C., Tewari D. Impact of Different Pre-treatments of *Agave sisalana* leaves on Yield and Anatomical Traits of Fibre // IJSR. 2015. Vol. 4. N 1. P. 1357–1360.
16. University Botany II: (Gymnosperms, Plant Anatomy, Genetics, Ecology) (editors M Reddy, S J Chary): New Age International. 2003. P. 190–191.

Стаття: надійшла до редакції 26.10.15

доопрацьована 23.11.15

прийнята до друку 29.12.15

LEAF ANATOMY AND MORPHOLOGY OF *AGAVE* L. (*AGAVACEAE*) UNDER GREENHOUSE CULTURE

N. Nuzhyna, M. Gaydarzhy

*Educational and Scientific Centre “Institute of Biology”
of Taras Shevchenko National University of Kyiv
1, Symon Petlura St., Kyiv 01032, Ukraine
e-mail: nuzhynan@gmail.com*

The comparative characteristics of anatomical and morphological structure of leaves and the correlation between morphometric and quantitative indicators in 9 species of *Agave* L. from two subgenera have been given: subgenus *Littaea*: *Agave attenuata*, *A. filifera*, *A. geminiflora*, *A. mitis*; subgenus *Agave*: *A. americana*, *A. fourcroydes*, *A. sisalana*, *A. vivipara*, *A. stricta*. Within the genus there are several types of epidermal cells: thin cuticle and papillae in *A. attenuata*, *A. mitis* and *A. sisalana*; goblet shape epidermal cells in *A. geminiflora*, *A. fourcroydes* and *A. filifera*; arch shape outer cell wall with a thick cuticle in *A. americana*, *A. stricta*, *A. vivipara*. This outer epidermal wall structure can serve as an additional taxonomic criterion for distinguishing *A. sisalana* from *A. americana* and *A. vivipara*. For the first time it was found a negative correlation between the stomata width and size of leaf, and positive correlation – between stomata width, number of leaves in the rosette and degree of phloem lignification. Considered morphological and anatomical parameters of leaves can not be used as diagnostic features at the subgenus level.

Keywords: *Agave* L., leaf anatomy, leaf morphology.

**АНАТОМИЧЕСКОЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТЬЕВ
AGAVE L. (AGAVACEAE) В УСЛОВИЯХ ОРАНЖЕРЕЙНОЙ КУЛЬТУРЫ****Н. Нужи́на, М. Гайда́ржи***НИЦ «Институт биологии»**Киевского национального университета имени Тараса Шевченко**ул. Симона Петлюры, 1, Киев 01032, Украина**e-mail: nuzhynan@gmail.com*

Представлена сравнительная характеристика анатомо-морфологического строения листьев и проанализированы корреляционные связи между морфометрическими и количественными их показателями у 9 видов растений рода *Agave* L. двух подродов – подрод *Littaea*: *Agave attenuata*, *A. filifera*, *A. geminiflora*, *A. mitis*; подрод *Agave*: *A. americana*, *A. fourcroydes*, *A. sisalana*, *A. vivipara*, *A. stricta*. В пределах рода есть несколько типов эпидермальных клеток: тонкая кутикула с папиллами в *A. attenuata*, *A. mitis* и *A. sisalana*; клетки эпидермы бокаловидной формы у *A. geminiflora*, *A. fourcroydes* и *A. filifera*; наружная клеточная стенка у *A. americana*, *A. stricta*, *A. vivipara* куполообразной формы с толстой кутикулой. Именно строение внешней эпидермальной стенки может служить дополнительным таксономическим критерием, отличающим *A. sisalana* от *A. americana* и *A. vivipara*. Впервые было выявлено отрицательную корреляцию между шириной устьиц и размерами листа, и положительную корреляцию – между шириной устьиц, количеством листьев в розетке и степенью лигнификации флоэмы. Рассмотренные морфологические и анатомические показатели листьев не могут использоваться как диагностические признаки на уровне подрода.

Ключевые слова: *Agave* L., лист, анатомия, морфология.