

## СТРУКТУРА ЕПІДЕРМИ РОСЛИН ПІДРОДИНИ CASTOIDEAE (CASTACEAE) РІЗНОГО ВІКУ

Г. Калашник<sup>1</sup>, М. Гайдаржи<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Київський національний університет імені Тараса Шевченка  
ННЦ «Інститут біології», кафедра ботаніки  
просп. Академіка Глушкова, 2, Київ 03022, Україна

<sup>2</sup>Київський національний університет імені Тараса Шевченка  
ННЦ «Інститут біології»  
НДЛ «Інтродукованого та природного фіторізноманіття»  
вул. С. Петлюри, 1, Київ 01032, Україна  
e-mail: gal4enok28@ukr.net

Досліджено особливості епідерми у парадермальній площині у 11 видів підродини *Cactoideae* родини *Cactaceae*. Проведено порівняльний аналіз особливостей цієї тканини в 3-, 6-, 12- та 18-місячних рослин. Для представників більшості вікових груп усіх досліджених видів характерна епідерма з крупними основними клітинами, які мають розпластані й витягнуті проєкції та, переважно, звивисті обриси. При цьому звивистість антиклінальних стінок з віком значно зростає у всіх видів, крім *Mamillaria prolifera* (майже не змінюється) та *Echinopsis peruviana* (зменшується). Площа клітин епідерми з віком зменшується, а їхня кількість на одиницю площі збільшується. Продихи паралелоцитні, великих розмірів, здебільшого поодинокі, однак у більшості досліджених рослин їхня кількість на одиницю площі з віком зростає. У деяких видів зміни в епідермі мають спорадичний характер, що, ймовірно, свідчить про сезонні особливості розвитку цих рослин, зокрема, про нерегулярність процесів ділення та росту епідермальних клітин. Лише у представників *Oreocereus celsianus* більшість ознак епідерми з віком залишаються майже сталими.

*Ключові слова:* *Cactaceae*, епідерма стебла, *Cactoideae*.

Підродина *Cactoideae* Eaton – найбільша за кількістю видів серед чотирьох підродин родини *Cactaceae*. Характерними морфологічними особливостями представників підродини є повна редукція листків і наявність фотосинтезуючого сукулентного стебла [11]. У зв'язку з еколого-біологічними особливостями представники родини *Cactaceae* належать до компонентів флори, чутливих до змін навколишнього середовища [2]. На сьогодні понад 1400 видів родини внесені до The IUCN Red List of Threatened Species [24].

Епідерма стебла у представників підродини *Cactoideae* виконує основну бар'єрну функцію між надземною частиною рослини та факторами зовнішнього середовища [13, 15, 20]. Характерно, що у цих рослин вона зберігає життєдіяльність і здатність до поділу протягом багатьох років. З фізіологічної точки зору, вивчення покривів має важливе значення для розуміння механізмів, які допомагають у виживанні рослин в посушливих умовах. Крім цього, особливості покривних тканин можуть використовуватись як діагностичні ознаки [14, 18, 20]. Хоча будова покривних тканин аналізується майже у кожній анатомічній роботі, особливості епідерми кактусів у парадермальній площині в них розглянуті досить поверхово. Крім того, кількість доступних праць, присвячених вивченню епідерми представників підродини *Cactoideae* в парадермальній площині, досить невелика [5, 6, 13, 15, 17, 18, 20]. При цьому структура епідерми рослин різного віку даної підродини майже не вивчалася.

Оскільки відомо, що рівень пристосованості до нестабільних умов середовища змінюється на різних етапах життя організму [12], то для встановлення адаптаційних особливостей організмів необхідно виявити специфіку їхніх пристосувань на різних етапах онтогенезу [9].

Тому метою нашої роботи було дослідити епідерму в парадермальній площині представників підродини *Cactoideae*, встановити її спільні та відмінні риси у рослин різного віку та різних родів і видів.

#### Матеріали та методи

Дослідження проводили на 3-, 6-, 12- і 18-місячних рослинах 11 видів підродини *Cactoideae* (*Rebutia flavistyla* F.Ritter., *Rebutia senilis* K. Schumann., *Mamillaria columbiana* Salm-Dyck, *Mamillaria prolifera* (P.Miller) Haworth, *Echinopsis eyriesii* (Turpin)Pfeiffer & Otto, *Echinopsis mirabilis* Spegazzini, *Echinopsis peruviana* (Britton & Rose) H.Friedrich & G.D.Rowley, *Melocactus bahiensis* (Britton & Rose) Luetzelburg, *Melocactus curvispinus* Pfeiffer, *Astrophytum myriostigma* Lemaire, *Oreocereus celsianus* (Salm-Dyck) A.Berger ex Riccobono). Усі досліджувані види внесені до IUCN Red List of Threatened Species і належать до категорії LC, за винятком *Rebutia flavistyla* та *Echinopsis eyriesii*.

Рослини вирощені з насіння репродукції Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна. Умови утримання сіянців в оранжереях були наближені до природних: сухе утримання в осінньо-зимовий період при температурі в оранжереї близько 15 °C і вологе – у весняно-літній період при температурі, що коливається від 22 до 45 °C. Освітлення становило близько 40 % від освітлення на відкритому повітрі [10].

Для дослідження брали по 5 екземплярів кожного виду. Рослини фіксували в 70 % етиловому спирті. Особливості будови епідерми вивчали в парадермальній площині за такими характеристиками: кількість клітин епідерми на 1 мм<sup>2</sup>, середня площа основної зрілої клітини епідерми, звивистість антиклінальних стінок, кількість продихів на 1 мм<sup>2</sup>, розміри продихів, продиховий індекс, характеристика проєкцій, обрисів і суміжних кутів епідермальних клітин. У досліджених рослин в різні вікові періоди певна частина основних клітин епідерми була у стані поділу, тому при обчисленні їхньої площі враховували тільки зрілі клітини. Мікропрепарати епідерми виготовляли зі середньої частини стебла за загальноприйнятими методиками [8]. Клітини епідерми описували за методикою С.Ф. Захаревича [4]; продихи – за Metcalfe & Chalk [19]; продиховий індекс і кількісна характеристика епідерми – за Б.Р. Васильєвим [1]. Тимчасові препарати зрізів вивчали за допомогою світлового мікроскопа XSP-146TP. Мікрофотографії робили цифровою фотокамерою Canon PowerShot A630. Вимірювання здійснювали за допомогою програми ImageJ. Статистичну обробку результатів виконували з використанням пакету програм Statistica 8.0 (StatSoft, USA).

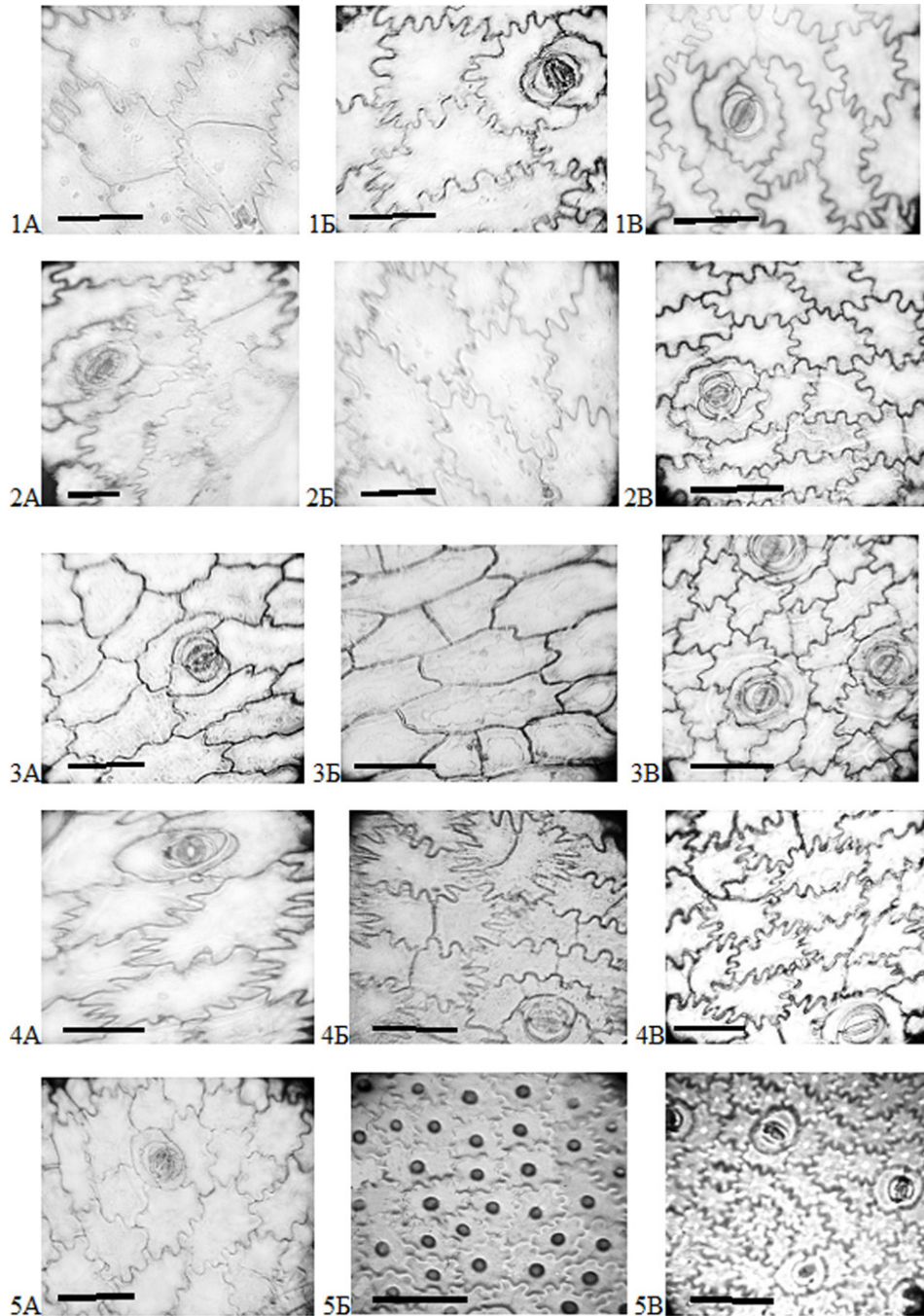
#### Результати і їхнє обговорення

Характеристики епідерми 3- та 6-місячних рослин детально описані в попередніх наших роботах [5, 6].

##### Під *Rebutia* K.Schumann

*R. flavistyla*. Для рослин усіх вікових груп були характерні основні епідермальні клітини з витягнутими чи розпластаними проєкціями, звивистими обрисами й тупими чи заокругленими і загостреними суміжними кутами (див. рисунок 1А-1В). При цьому їхня кількість на 1 мм<sup>2</sup> з віком значно збільшується, а площа, відповідно, – зменшується (табл. 1). Значно зростає також співвідношення периметру та площі епідермальних клітин, що вказує на збільшення звивистості антиклінальних стінок з віком. Продихи паралелоцитного типу. Їхня кількість з віком збільшується, суттєвих змін немає лише між рослинами 12- та 18-місячного віку. Довжина продихів значно збільшується в період між третім і шостим мі-

сячями життя рослини. Прориховий індекс для 3-місячних рослин дуже малий, для інших вікових груп – малий (табл. 1).



Епідерма стебла рослин різного віку (А – 3 місяці, Б – 6 місяців, В – 18-місяців): 1 – *Rebutia flavistyla*; 2 – *Mamillaria columbiana*; 3 – *Echinopsis eyriesii*; 4 – *Melocactus bahiensis*; 5 – *Astrophytum myriostigma*. Довжина штриха – 100 мкм

*R. senilis*. Клітини епідерми зі звивистими обрисами, їхні проекції розпластані та витягнуті, а суміжні кути – заокруглені та загострені або тупі. Кількість епідермоцитів на  $1 \text{ мм}^2$  і звивистість їхніх антиклінальних клітинних стінок з віком загалом значно збільшується, а площа клітин – зменшується, однак ці зміни мають спорадичний характер (табл. 1). Зокрема, в 6-місячному віці кількість клітин менша, ніж у 3-місячному, однак у період між 12 та 18 місяцями цей показник значно зростає та перевищує такий у 3-місячних рослин. Продихи паралелоцитні, їхні кількість і довжина з віком поступово збільшуються. Продиховий індекс у 3- та 18-місячному віці дуже малий, у 6- і 12-місячному – малий (табл. 1).

Епідерма досліджених рослин даного роду якісно дуже подібна, при цьому спостерігаються значні відмінності між кількісними ознаками. Так, для представників *R. minuscula* характерна більша кількість епідермальних клітин на  $1 \text{ мм}^2$ , менші площі та більш звивисті антиклінальні стінки основних клітин епідерми, більша кількість продихів на  $1 \text{ мм}^2$  і менша довжина продихів. Такі відмінності спостерігаються у всі вікові періоди.

#### Рід *Mamillaria* Haworth

*M. columbiana*. Рослини у 3-місячному віці мають епідермальні клітини зі звивистими та дрібнозвивистими обрисами, але вже з 6-місячного віку вони стають звивисті та крупнозвивисті, а у 12- і 18-місячному віці зрідка трапляються також звивисто-зубчасті. Проекції клітин витягнуті й розпластані, а суміжні кути – заокруглені й загострені або тупі, дуже рідко гострі та прямі (див. рисунок, 2А-2В). Кількість епідермоцитів на  $1 \text{ мм}^2$  з віком значуще зростає, їхня середня площа відповідно зменшується. Звивистість антиклінальних стінок зростає. Кількість продихів з віком трохи зростає, проте значущих відмінностей не спостерігається. Довжина продихів при цьому значно зменшується. Продиховий індекс з віком знижується: у 3-місячних рослин він малий, у інших вікових груп – дуже малий (табл. 1).

*M. prolifera*. Якісна характеристика епідерми досить постійна для усіх вікових категорій. Так, обриси епідермальних клітин звивисті, рідше – дрібнозвивисті, проекції розпластані або витягнуті, а суміжні кути заокруглені й загострені, іноді тупі, гострі чи прямі. Кількість клітин і їхня площа змінюються досить незалежно від віку. При цьому у 3- та 18-місячних рослин спостерігається найменша та приблизно однакова кількість клітин на  $1 \text{ мм}^2$ , тоді як у 6- і 12-місячному віці вона значно більша. Можливо, це пов'язано з більш інтенсивним поділом клітин у цей період. Площа клітин найбільша у 18-місячному віці, що може вказувати на активізацію процесів їхнього розтягування в цей період. Звивистість антиклінальних стінок майже не змінюється протягом розвитку рослини, лише в 12-місячному віці вона значно менша ніж в інші вікові періоди. Кількість продихів з віком зменшується, значно зменшується їхня довжина (характерно для 18-місячних рослин). Продиховий індекс у 3-місячних рослин малий, з віком він знижується і стає дуже малим (табл. 1).

Таким чином, досліджені рослини роду *Mamillaria* мають схожі обриси клітин епідерми у 3-місячному віці, однак уже з 6-місячного віку можна спостерігати відмінності цієї ознаки у представників різних видів. При цьому більшість кількісних показників у 3-місячних рослин майже однакові, лише звивистість антиклінальних стінок клітин епідерми та довжина продихів значно менші у представників *M. prolifera*. У інших вікових груп спостерігаються значні відмінності більшості кількісних показників, окрім продихового індексу. Наприклад, у *M. columbiana* більші кількості основних клітин епідерми та продихів на  $1 \text{ мм}^2$ , звивистість антиклінальних стінок і довжина продихів, ніж у *M. prolifera*. При цьому, якщо у *M. columbiana* ці показники з віком зростають (лише довжина продихів зменшується), то у *M. prolifera* зміни мають спорадичний характер і, загалом, кількість основних клітин епідерми на  $1 \text{ мм}^2$  і звивистість їхніх антиклінальних стінок майже не змінюється, а кількість продихів на  $1 \text{ мм}^2$  і їхня довжина – зменшуються.

Таблиця 1

Кількісні показники епідерми стебла досліджуваних видів *Rebutia* та *Mamillaria*

Вік	К-ть клітин епідерми на 1 мм <sup>2</sup>	Площа основних клітин епідерми, мкм <sup>2</sup>	Звивистість антиклінальних стінок ( $S_{\text{кл.}}/P_{\text{кл.}}$ )	Кількість продихів на 1 мм <sup>2</sup>	Довжина продиху, мкм	Продиховий індекс
<i>Rebutia flavistyla</i>						
3 міс.	83,3±3,2	14096±527	0,052	2,5±0,9	39,4±0,8	2,9
6 міс.	50,6±1,4***	18949±682***	0,055	6,1±1,0*	43,2±0,6***	10,7
12 міс.	128,8±6,5***	12265±442***	0,066***	10±1,1*	43,0±0,9	7,2
18 міс.	197,1±8,8***	11537±316	0,07**	12,3±1,0	44,2±0,6	5,8
<i>Rebutia senilis</i>						
3 міс.	231,4±21	7000±319	0,065	9,4±0,9	32,1±0,4	3,9
6 міс.	152,3±5,6***	7500±268	0,060*	13,6±1,1	37,7±0,7***	8,1
12 міс.	164,7±17	8047±213	0,068***	12,9±1,2	36,8±0,5	7,2
18 міс.	305,3±29***	5414±0,7***	0,079***	14,5±1,2	39,3±0,8**	4,5
<i>Mamillaria columbiana</i>						
3 міс.	109,5±9,3	8677±517	0,070	7,3±1,1	43,9±0,9	6,3
6 міс.	125±10,8	11894±280***	0,059***	6,3±0,7	35,8±0,5***	4,8
12 міс.	166,9±7,1**	7145±206***	0,078***	9,4±1,0*	37,1±0,3	5,3
18 міс.	226,1±9,4***	4282±109***	0,091***	10,5±1,0	33,5±0,4***	4,4
<i>Mamillaria prolifera</i>						
3 міс.	109,5±2,9	12544±521	0,048	7,3±1,4	34,5±0,7	6,3
6 міс.	150,6±18	12748±381	0,048	7,3±0,9	33,8±0,4	4,6
12 міс.	148,2±10	10810±401**	0,053***	5,8±1,2	33,3±0,5	3,7
18 міс.	101,5±4,5***	16541±581***	0,047***	4,9±0,6	31,8±0,4*	4,6

Примітка: \* –  $p < 0,05$ ; \*\* –  $p < 0,01$ ; \*\*\* –  $p < 0,001$  – стосовно показників епідерми рослин попередньої вікової групи (у межах одного виду).

#### Рід *Echinopsis* Zucc.

*E. mirabilis*. Проекції епідермальних клітин розпластані, рідше витягнуті, обриси – звивисті, суміжні кути – тупі, гострі, іноді прямі, заокруглені й загострені. Кількість клітин епідерми на 1 мм<sup>2</sup> з віком значно зростає, а площа, відповідно, зменшується. Збільшується також звивистість антиклінальних стінок. Значно зростає кількість продихів. У 3-місячних рослин продиховий індекс дуже малий, в інших вікових груп – малий (табл. 2).

*E. eyriesii*. Клітини епідерми із розпластаними, рідше – витягнутими проекціями, їхні обриси переважно звивисті, у 3- та 6-місячному віці трапляються ще рідко-звивисті, суміжні кути – тупі, гострі, заокруглені й загострені чи прямі (див. рисунок, 3А-3В). Кількість епідермальних клітин з віком значно зростає, їхня площа зменшується, а звивистість антиклінальних стінок – збільшується. Кількість продихів на 1 мм<sup>2</sup> у процесі росту значно збільшується. Продиховий індекс – дуже малий (табл. 2).

*E. peruviana*. У 3- та 6-місячному віці клітини епідерми зі звивисто-хвилястими та крупно-звивистими обрисами, у 12- і 18-місячному віці обриси частіше крупно-звивисті та звивисті. Проекції розпластані, рідше – витягнуті. Суміжні кути – тупі, заокруглені й загострені, прямі чи гострі. Кількість клітин епідерми у віці від 3 до 6 місяців значно збільшується, далі цей показник змінюється незначно, а до 18-місячного віку навіть трохи знижується порівняно з 12-місячними рослинами. Площа клітин після 3-місячного віку значуще зменшується, але це явище має спорадичний характер. Значно знижується також звивистість антиклінальних стінок. Такі особливості, очевидно, пов'язані зі сезонною ритмікою росту досліджуваних рослин *E. peruviana*. Кількість продихів з віком трохи зростає, продиховий індекс при цьому майже не змінюється і залишається дуже малим (табл. 2).

Таким чином, характеристики епідерми досліджених рослин даного роду відмінні між собою. Так, проекції основних клітин епідерми однакові у представників трьох видів, але їхні обриси в рослин *E. peruviana* відрізняються від таких у інших видів. Кількісні характеристики покривної тканини відрізняються у всіх видів досліджуваного роду. Наприклад, найбільша кількість основних клітин епідерми на 1 мм<sup>2</sup> у представників *E. eyriesii*, продихів – у *E. mirabilis*, довжина продихів – у *E. peruviana*. При цьому у рослин *E. mirabilis* і *E. eyriesii* показники кількості основних клітин епідерми та продихів на 1 мм<sup>2</sup>, звивистості антиклінальних стінок епідерми і продиховий індекс з віком зростають. У *E. peruviana* звивистість антиклінальних стінок епідерми з віком знижується, кількість продихів, їхня довжина та продиховий індекс змінюються незначно.

#### Рід *Melocactus* Linke & Otto

*M. bahiensis*. Клітини епідерми мають проекції переважно витягнуті, рідше – розпластані; їхні обриси крупно-часто-звивисті, звивисто-зубчасті або звивисто-хвилясті, суміжні кути заокруглені й загострені, гострі, рідше – тупі (див. рисунок, 4А-4В). Кількість клітин епідерми з віком значно збільшується, а їхня площа – зменшується. Звивистість антиклінальних стінок значно зростає. Кількість продихів з віком трохи збільшується, але продиховий індекс знижується та залишається дуже малим у всіх вікових груп (табл. 2).

*M. curvispinus*. Епідермальні клітини зі звивистими або дрібнозвивистими обрисами, після 6-місячного віку з'являються також звивисто-зубчасті обриси. Проекції розпластані та витягнуті, суміжні кути заокруглені й загострені. Кількість клітин і звивистість їх антиклінальних стінок з віком значно зростають, а їхня площа – зменшується. Кількість продихів значно збільшується в період між 12 та 18 місяцями життя рослини. Продихи паралелоцитного типу. Продиховий індекс дуже малий і трохи знижується протягом дослідженого періоду часу (табл. 2).

Досліджені представники роду *Melocactus* характеризуються відмінними якісними ознаками, кількісні показники досить схожі. При цьому звивистість антиклінальних стінок основних клітин епідерми та довжина продихів у рослин *M. bahiensis* більші ніж у *M. curvispinus*.

#### Рід *Astrophytum* Lemaire

*A. myriostigma*. Клітини епідерми мають розпластані проекції, звивисті обриси і тупі, заокруглені й загострені, зрідка прямі суміжні кути. Кількість клітин епідерми та звивистість антиклінальних стінок з віком значуще зростає, а площа – зменшується (див. рисунок, 5А-5В). Продихи паралелоцитні, їхня кількість значуще зростає, за винятком періоду між 6 та 12 місяцями. Продиховий індекс дуже малий, загалом цей показник трохи підвищується, але його зміни мають спорадичний характер (табл. 2). Крім цього, клітини епідерми мають папіли, також наявні багатоклітинні зірчасті трихоми. Цікаво, що трапляються рослини як із досить густим опушенням, так і майже без нього.

#### Рід *Oreocereus* (A. Berger) Riccobono

*O. celsianus*. Епідермальні клітини мають звивисті та рідко-звивисті обриси з витягнутими й розпластаними проекціями; суміжні кути тупі, заокруглені й загострені, рідше гострі. Кількість і площа клітин епідерми з віком змінюються незначно. При цьому найбільш звивисті антиклінальні стінки спостерігаються в 6- і 18-місячних рослин. Кількість продихів трохи зростає, але ці зміни незначні. Продихи паралелоцитні. Продиховий індекс – дуже малий (табл. 2).

Таким чином, якісні характеристики епідерми більшості досліджених видів у різних вікових груп відносно постійні, лише для *Mamillaria columbiana*, *E. peruviana* та *Melocactus curvispinus* характерні деякі зміни обрисів клітин у процесі росту. При цьому проекції клі-

тин розпластані та витягнуті, а обриси – звивисті. Такі ж обриси були відмічені іншими авторами для представників родів *Rebutia* [20] та *Mammillaria* [16, 17]. Крім того, відомо, що рослинам деяких видів властиві хвилясті та прямі антиклінальні стінки клітин епідерми. Наприклад, Egglі [13] у *R. senilis* і *R. spagazziniana* Vaskeb. відмічав прямі та злегка вигнуті антиклінальні стінки, що не збігається з нашими результатами. Можливо, це пов'язано з різними умовами вирощування. Проте дослідження Herrera-Martinez та ін. [16] вказують на стабільність морфологічних особливостей епідермальних клітин для рослин чотирьох видів, вирощених *in vitro* та *ex vitro*, зокрема, для *Mammillaria petterssonii* Hildmann.

Таблиця 2

Кількісні показники епідерми стебла досліджуваних видів  
із родів *Echinopsis*, *Melocactus*, *Astrophytum*, *Oreocereus*

Вік	К-ть клітин епідерми на 1 мм <sup>2</sup>	Площа основних клітин епідерми, мкм <sup>2</sup>	Звивистість антиклінальних стінок ( $S_{кл.}/P_{кл.}$ )	Кількість продихів на 1 мм <sup>2</sup>	Довжина продиху, мкм	Продиховий індекс
<i>Echinopsis mirabilis</i>						
3 міс.	103,1±14	11320±452	0,047	3,8±0,8	32,0±1,1	3,6
6 міс.	247,8±24***	9539,3±401**	0,057***	11,5±1,3***	36,9±0,8**	7,2
12 міс.	186,3±23	9304,2±201	0,055	14,4±0,6*	35,8±0,4	7,1
18 міс.	310,2±29*	4180,5±158***	0,079***	29,5±1,6***	31,8±0,5***	8,6
<i>Echinopsis eyriesii</i>						
3 міс.	180,1±14	6717±205	0,061	8,8±0,7	35,3±0,9	4,7
6 міс.	190,7±9,7	6331±208	0,063	7,8±0,9	40,1±0,6***	3,9
12 міс.	235,2±11**	6948±202*	0,064	10,9±1,1*	35,4±0,8***	4,4
18 міс.	410±16***	3197±67***	0,096***	25±0,9***	36,0±0,4	5,7
<i>Echinopsis peruviana</i>						
3 міс.	150,6±17	9729±312	0,07	6,2±0,7	39,7±1,1	3,9
6 міс.	239,1±34*	6652±254***	0,074**	9,6±1,6	36,7±1,2	3,8
12 міс.	266,7±23	8035±301***	0,067***	9,1±0,7	37,2±0,5	3,3
18 міс.	204,2±26	7632±223	0,062***	8,0±0,8	38,2±0,9	3,8
<i>Melocactus bahiensis</i>						
3 міс.	144,5±14	10274±611	0,076	9,1±1,2	38,2±0,6	5,9
6 міс.	194,3±15*	6688±200***	0,088***	10,7±0,9	41,4±1,2*	5,2
12 міс.	224,4±16	7819±192***	0,086	12,6±1,3	42,2±0,9	5,3
18 міс.	322,2±16***	5295±102***	0,095***	13,6±1,2	36,2±0,7***	4,1
<i>Melocactus curvispinus</i>						
3 міс.	154,4±11	6190±265	0,067	9,9±1,5	35,9±0,5	6
6 міс.	157,0±9,7	6548±184	0,068	9,4±1,0	34,9±0,5	5,6
12 міс.	207,0±7,5***	5881±166***	0,078***	11,8±0,9	35,5±0,7	5,4
18 міс.	453,3±31***	2326±166***	0,114***	21,2±1,5***	35,3±0,5	4,5
<i>Astrophytum myriostigma</i>						
3 міс.	284,7±17	2932±117	0,097	10,6±1,0	32,1±0,6	3,6
6 міс.	382,8±21**	2827±57	0,100	19,0±1,2***	32,5±0,5	4,7
12 міс.	502,8±54*	1855±54***	0,136***	18,6±2,4	31,5±0,4	3,6
18 міс.	602,0±61	1575±37***	0,135	32,4±2,1***	30,2±1,0	5,1
<i>Oreocereus celsianus</i>						
3 міс.	168,0±11	8320±356	0,059	8,3±1,0	34,6±0,8	4,7
6 міс.	190,5±21	8995±256	0,061	9,5±1,5	33,8±0,6	4,8
12 міс.	179,5±21	8885±413	0,057**	9,5±1,3	33,4±0,4	5,1
18 міс.	174,1±12	8340±333	0,065***	10,5±0,9	32,1±0,5*	5,7

**Примітка:** \* – p<0,05; \*\* – p<0,01; \*\*\* – p<0,001 – стосовно показників епідерми рослин попередньої вікової групи (у межах одного виду).

Звивисті антиклінальні стінки епідермальних клітин є характерною ознакою представників підродини *Cactoideae*. Деякі автори вказують, що у молодих рослин цієї підродини клітини епідерми найчастіше мають звивисті стінки, тоді як у зрілих – вони більш прямі [16, 18]. Також є думка, що звивистість стінок епідермальних клітин залежить від умов росту рослин. Зокрема, у тих, що зростають при інтенсивному освітленні, звивистість виражена слабше [7]. Однак наше дослідження показало протилежні результати. По-перше, звивистість антиклінальних стінок досліджених нами видів з віком зростає. По-друге, на більш освітлених ділянках, сосочках і ближче до верхівки ребер епідерма складається з дрібніших клітин із більш звивистими антиклінальними стінками та більшої кількості продихів, ніж між сосочками або при основі ребра. Таким чином, чим ближче до верхівки сосочка чи ребра, тим більш ксероморфні ознаки проявляє епідерма.

Кількісні характеристики епідерми з віком, як правило, змінюються. Наприклад, у більшості досліджених представників кількість клітин на  $1 \text{ мм}^2$ , звивистість антиклінальних стінок і кількість продихів на  $1 \text{ мм}^2$  значно збільшуються, тоді як площа клітин епідерми – зменшується. Такі зміни відбуваються досить постійно протягом досліджуваних періодів, однак вони можуть носити і спорадичний характер, що, ймовірно, свідчить про сезонні особливості росту рослини. У деяких видів спостерігалися відмінні від описаних зміни кількісних характеристик. Так, у *Mamillaria prolifera* кількість продихів з віком трохи зменшується, кількість клітин епідерми у 18-місячному віці майже така ж, як і у 3-місячному, а звивистість антиклінальних стінок майже не змінюється; останній показник у рослин *E. peruviana* з віком зменшується. А у *O. celsianus* більшість ознак протягом росту залишаються майже сталими. Значущі відмінності спостерігаються лише між показниками звивистості антиклінальних стінок, хоча і ці зміни мають нерегулярний характер. Можливо, це пов'язано з нерегулярністю процесів ділення та розтягування епідермальних клітин.

Отже, для рослин більшості вікових груп усіх досліджених видів характерна дуже крупноклітинна епідерма, переважно одиничні продихи або дуже мала їхня кількість (за класифікацією Б. Р. Васильєва [1]). Такі ж результати відмічені іншими авторами, зокрема, й для представників *Rebutia* та *Mamillaria* [17, 20, 22, 23]. При цьому для рослин *Mamillaria prolifera* з природних місцезростань [17] характерна більша кількість продихів, ніж для досліджених нами екземплярів. Така ж тенденція властива для представників інших видів роду *Mamillaria* та *Rebutia* [17, 20] і підтверджується дослідженнями рослин, вирощених *in vitro* та *ex vitro* [16]. Це може бути спричинено сильнішою дією сонячного випромінювання на рослини з природних місцезростань. Так, Yáñez-Espinosa та ін. [25] відмітили, що кількість продихів на одиницю площі більша у рослин на відкритій місцевості, ніж у рослин у тіні.

Таким чином, морфологічні ознаки епідерми відрізняють представників підродини *Cactoideae* від інших ксерофітів, яким властиві дрібні клітини епідерми [3, 4, 21] та численні продихи [19]. Хоча Mauseth [23] відзначає, що є певний зв'язок між кількістю продихів і типом фотосинтезу ( $C_3$ ,  $C_4$  та САМ-тип). Зокрема, у  $C_3$  та  $C_4$  рослини, які ростуть в аридних умовах, кількість продихів становить 100–300 на  $1 \text{ мм}^2$ , тоді як у САМ-рослин (в тому числі і представники підродини *Cactoideae*) – 18–60 продихів на  $1 \text{ мм}^2$ .

Продиховий індекс досліджуваних видів переважно дуже малий, хоча у рослин *R. flavistyla* та *E. mirabilis* такі значення цього показника характерні лише для 3-місячного віку, в інших вікових груп – малий. У рослин роду *Mamillaria*, навпаки, малий продиховий індекс з віком знижується і стає дуже малим. При цьому для більшості видів характерне зростання значення продихового індексу і лише для представників *Mamillaria* та *Melocactus* – його зниження. Тип продихового апарату не змінюється. Продихи досить великих роз-



мірів. Їхня довжина в усіх досліджуваних видів більше 30 мкм, а у 5 видів (*Rebutia flavistyla*, *R. senilis*, *Mamillaria columbiana*, *Echinopsis peruviana*, *Melocactus bahiensis*) для всіх або деяких вікових груп характерні великі продихи (за Metcalfe & Chalk) з довжиною понад 38 мкм. При цьому у більшості досліджуваних видів цей показник з віком трохи знижується, у рослин роду *Echinopsis* майже не змінюється, а у представників роду *Rebutia* – зростає.

Літературні дані свідчать, що великі продихи є характерною ознакою представників підродини Cactoideae [17, 23]. Herrera-Martinez та ін. [16] відмітили різницю між розмірами продихів у вирощених *ex vitro* та *in vitro* рослин *Opuntia ficus-indica* (Linne) Miller, *Hylocereus undatus* (Haworth) Britton & Rose і *Escontria chiotilla* (F.A.C.Weber ex K.Schumann) Rose, але таких змін немає у *Mamillaria petterssonii* Hildmann. Ці автори також відзначили зміни в показниках кількості продихів і продихового індексу. Зокрема, у рослин *Mamillaria petterssonii*, вирощених *ex vitro*, ці показники зростають. При цьому паралелоцитний продиховий апарат характерний для представників підродини Cactoideae та не залежить від умов вирощування [13, 16, 18, 20].

Досліджувані ознаки, особливо кількість основних клітин епідерми, їхня середня площа, звивистість антиклінальних стінок і кількість продихів, можуть також мати певне таксономічне значення на видовому рівні. Однак різниця цих показників у різних видів змінюється в різні вікові періоди, а у представників родів *Mamillaria* та *Melocactus* чіткі відмінності проявляються лише у 18-місячному віці.

Таким чином, на ранніх етапах розвитку у більшості досліджених рослин підродини Cactoideae спостерігається посилення ксероморфних ознак епідерми, однак при цьому вони, як і всі представники даної підродини, відрізняються від більшості ксерофітів. Так, для рослин більшості вікових груп усіх досліджуваних видів характерна дуже крупноклітинна епідерма, досить великі паралелоцитні продихи та дуже мала їхня кількість на одиницю площі. З віком проекції та обриси епідермальних клітин більшості досліджуваних видів майже не змінюються: проекції клітин – розпластані та витягнуті, а обриси – переважно звивисті. При цьому звивистість антиклінальних стінок з віком значно зростає у всіх видів, крім *Mamillaria prolifera* (майже не змінюється) та *E. peruviana* (зменшується). Для більшості досліджуваних видів значні зміни протягом досліджуваних періодів спостерігаються також між показниками кількості клітин епідерми на 1 мм<sup>2</sup> (збільшується), їхньої площі (зменшується) та кількості продихів на 1 мм<sup>2</sup> (збільшуються). У рослин видів роду *Mamillaria* такі зміни мають спорадичний характер, що, імовірно, свідчить про нерегулярність процесів ділення та розтягнення епідермальних клітин у процесі росту рослини. Лише у представників *O. celsianus* більшість ознак епідерми з віком залишаються майже сталими.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Васильев Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1988. 206 с.
2. Гайдаржи М. М., Нікітіна В. В., Баглай К. М. Сукулентні рослини (анатомо-морфологічні особливості, поширення й використання). К.: Київ. ун-т, 2011. 175 с.
3. Горлачева З. С. Анатомо-морфологическое строение листа разных образцов Monada x Hybrida Hort // Промышленная ботаника. 2010. Т. 10. С. 148–151.
4. Захаревич С. Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестн. Ленинград. ун-та. 1954. Т. 4. С. 65–75.
5. Калашник Г. В., Гайдаржи М. М. Особливості епідерми проростків представників підродини Cactoideae (Cactaceae) // Укр. ботан. журнал. 2015. Т. 72(5). С. 498–503.

6. Калашиник Г. В., Калашиник С. О., Гайдаржи М. М. Характеристика епідерми деяких представників підродини Cactoideae (Cactaceae) // *Modern Phytomorphology*. 2015. Т. 8. С. 113–117.
7. Мирославов Е. А. Структура и функции эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1974. 184 с.
8. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М: Агропромиздат, 1988. 271 с.
9. Футорна О. Анатомічна характеристика листків рослин різних вікових станів *Helichrysum corymbiforme* Orregerman ex Katina // Вісн. Київ. ун-ту. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. 2012. Т. 30. С. 66–70.
10. Ширококова Д. Н., Нікітіна В. В., Гайдаржи М. М., Баглай К. М. Кактуси та інші сукулентні рослини. К.:Українські пропілеї, 2003. 108 с.
11. Vuxbaum F. Morphology of cacti. California: Abbey Garden Press, 1950. 223 p.
12. Chelli-Chaabouni A. Mechanisms and adaptation of plants to environmental stress: a case of woody species. In: Ahmad P., Wani M. R., editors. *Physiological Mechanisms and Adaptation Strategies in Plants Under Changing Environment*. Vol. 1. New York, Heidelberg, Dordrecht, London. Springer; 2014. P. 1–18.
13. Eggli U. Stomatal types of Cactaceae // *Plant Systematics and Evolution*. 1984. Vol. 146. N 3–4. P. 197–214.
14. Pereira de Arruda E. C., Flavia de A. Melo-de-Pinna G. Caracteres anatômicos do segmento caulinar em espécies da subfamília Opuntioideae (Cactaceae) // *Hoehnea*. 2015. Vol. 42. N 2. P. 195–205.
15. Gasson P. Epidermal anatomy of some North American globular cacti // *The cactus and succulent journal of Great Britain*. 1981. Vol. 43. N 4. P. 101–108.
16. Herrera-Martinez V., Rios-Hernandez L., Garciduenas-Pina C. et al. Effect of culture conditions on stomatal density and stomatal index in four cactus species // *Haseltonia*. 2015. Vol. 20. P. 43–50.
17. Janu V., Raghuvanshi R. K. Microscopic studies on epidermal cells and stomatal behavior of some globular cacti (*Mammillaria* spp.) // *Insight Botany*. 2011. Vol. 1. N 1. P. 1–4.
18. Loza-Cornejo S., Terrazas T. Epidermal and hypodermal characteristics in North American Cactoideae (Cactaceae) // *J. Plant Res*. 2003. Vol. 116. P. 27–35.
19. Metcalfe C. R., Chalk L. *Anatomy of the Dicotyledons*. Vol. 1. Oxford: Clarendon Press, 1979. P. 99–102.
20. Muruaga N. B., Guantay M. E. Aspectos epidérmicos en especies de *Rebutia* (Cactaceae: Cactoideae) de la Argentina // *Lilloa*. 2012. Vol. 49. N 1. P. 52–58.
21. Nuzhyna N. V., Gaydarzhy M. M. Comparative characteristics of anatomical and morphological adaptations of plants of two subgenera *Haworthia* Duval to arid environmental conditions // *Acta Agrobot*. 2015. Vol. 68. N 1. P. 23–31.
22. Secorun A. C., Souza L. A. Morphology and anatomy of *Rhipsalis cereuscula*, *Rhipsalis floccosa* subsp. *hohenauensis* and *Lepismium cruciforme* (Cactaceae) seedlings // *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 2011. Vol. 82. P. 131–143.
23. Terrazas Salgado T., Mauseth J. D. Shoot anatomy and morphology. In: P.S. Nobel (ed.). *Cacti: Biology and uses*. Berkeley, Los Angeles, London, University of California Press, 2002. P. 23–40.
24. The IUCN Red List of Threatened Species [Internet]. 2015 [cited 2015 Nov 19] Available from: <http://www.iucnredlist.org/search?page=1>
25. Yáñez-Espinosa L., Terrazas T., López-Mata L., Valdez-Hernández J. I. Leaf traits variation in three species through canopy in a semi-evergreen. Neotropical forest // *Can. J. Bot*. 2003. Vol. 81. P. 398–404.

## EPIDERMAL STRUCTURE OF CACTOIDEAE (CACTACEAE) PLANTS OF DIFFERENT AGE

H. Kalashnyk<sup>1</sup>, M. Gajdarzhy<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Taras Shevchenko National University of Kyiv  
ESC "Institute of Biology", Department of Botany  
2, Glushkov Ave., Kyiv 03022, Ukraine

<sup>2</sup>Taras Shevchenko National University of Kyiv  
ESC "Institute of Biology"  
Scientific Laboratory "Introduced and Natural Phytodiversity"  
1, Symon Petlura St., Kyiv 01032, Ukraine  
e-mail: gal4enok28@ukr.net

The objective of our investigation is to search and to compare epidermis characteristics in 3-, 6-, 12- and 18-month plants of 11 Cactoideae species. The large basic epidermal cells with flattened and elongated projection and, mainly, meandering shape are typical for the most members of all age stages of studied species. Tortuosity of anticlinal walls increases significantly with age in all species except *Mamillaria prolifera* (almost unchanged) and *Echinopsis peruviana* (decreases). Epidermal cells area decreases, and their number per unit area increases with age. Stomata are paralelocytic, large, mostly solitary, but in most of the studied plants, their number per unit area increases with age. There are sporadic changes in the epidermis of some species, which is probably evidence of the seasonal features of the plants growth, including the irregular processes of division and growth of epidermal cells. Only in *Oreocereus celsianus* plants most epidermis characteristics remain almost constant with age.

*Keywords:* Cactaceae, stem epidermis, epidermis development, Cactoideae.