

МОТОРНІ КЛІТИНИ ЛИСТКІВ *CAREX HIRTA* ЗА УМОВ РОСТУ НА НАФТОЗАБРУДНЕНОМУ ҐРУНТІ

Л. Буньо*, О. Цвілинюк

*Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
e-mail: bunio.lyubov@gmail.com; olha.tsvilynyuk@lnu.edu.ua*

На сьогодні є мало даних про те, як рослини родини *Cyperaceae* пристосовуються до росту на нафтозабруднених ґрунтах завдяки змінам в анатомічній структурі листків. *C. hirta* є стійким серед осокових видом до нафтового забруднення ґрунтів у м. Борислав. Тут з XVIII ст. і до сьогодні ведеться нафтовидобуток. Цей вид рослин є фіторемедіантом. Він успішно знижує вміст нафтопродуктів у глинистих ґрунтах, які сильно адсорбують гідрофобні органічні складові нафти. Рослини, які ростуть на нафтозабрудненому ґрунті, страждають, у першу чергу, від посухи. Ендогенні програми стійкості рослин модифікуються таким чином, щоби структурні та метаболічні зміни допомогли подолати несприятливі умови навколишнього середовища. Однією з основних структурних змін у відповідь на стрес є зміни у листках *C. hirta*. У листках рослин осоки шорстковолосистої на адаксіальній поверхні містяться спеціалізовані моторні або водоносні клітини – bulliform cells (BCs). BCs забезпечують більш ефективне скручування/складання листків шляхом втрати їхнього тургору за умов водного стресу, що призводить до зменшення площі інсоляції. За росту на нафтозабрудненому ґрунті, який має гідрофобні властивості, утворювалася більша кількість BCs (10–12, а у контролі 6–8 клітин), які впливають на кут розкривання листової пластинки і, відповідно, на інтенсивність транспірації рослин осоки. Проте у вказаних стресових умовах зменшувалися висота і площа поверхні BCs, а також змінювалася їхня форма з овальної на грушоподібну. Також у цих стресових умовах утворювалася товстіша кутикула як на епідермальних (у 2,7 рази), так і на моторних (у 2 рази) клітинах листків рослин *C. hirta*. Збільшення кількості моторних клітин, товстіша кутикула сприяли збереженню води у рослині за умов утрудненого водопоглинання з нафтозабрудненого ґрунту. Це дослідження розширює сучасне розуміння стратегій, які використовують рослини у боротьбі зі стресом завдяки анатомічній пластичності структурних елементів листків.

Ключові слова: моторні клітини, кутикула, *Carex hirta*, стрес, нафтозабруднений ґрунт

Борислав – унікальне місто у світі, де з XVIII ст. і до сьогодні ведеться нафтовидобуток. Нафтоносні регіони, в тому числі й територія Борислава, систематично страждають від розливів нафти як під час добування, так і під час її транспортування [7]. Бориславські ґрунти є переважно глинистими. Глинисті ґрунти, які становлять значну частку у світі (20–50 %), сильно адсорбують малорозчинні, неполярні й саме тому гідрофобні органічні складові нафти. Відомо, що очищення нафтозабруднених глинистих ґрунтів за допомогою фізичних і хімічних методів дає незначний ефект [25].

А коли йдеться про очищення ґрунтів у місті, то застосований метод має бути не тільки ефективним, а й насамперед безпечним для здоров'я мешканців.

Одним із найкращих методів очищення нафтозабруднених глинистих ґрунтів у населеному пункті є фіторемедіація [15]. Для цієї мети найкраще застосовувати місцеві види рослин. Первинне заростання на розливах нафтового родовища у м. Бориславі створює осока шорстковолосиста (*Carex hirta* L.) з родини *Cyperaceae* [3]. Рослини *C. hirta* у процесі їхнього росту і розвитку в модельних польових дослідах знижували вміст сирої нафти у забрудненому ґрунті, тому були запропоновані для фіторемедіації нафтозабруднених ґрунтів [5]. Одним із механізмів виживання *C. hirta* у нафтозабрудненому ґрунті є утворення мікоризи [4] та добре розвиненої аеренхіми у кореневищі [1].

Листки рослин із родин *Cyperaceae* [21], *Poaceae* [9, 10, 24, 34] і *Juncaceae* [2, 11] під час водного стресу здатні скручуватися, складатися. Для здійснення таких рухів вони мають спеціальні тонкостінні клітини, які називаються моторними, або водоносними клітинами (*bulliform cells* – BCs). В умовах дефіциту води клітини втрачають тургор і листкова пластинка складається досередини [13]. BCs відкрито багато років тому, але, незважаючи на це, їхнє значення в адаптації рослин до стресу залишається нез'ясованим до кінця і на сьогодні.

Мета цієї роботи – отримати дані про морфологію BCs у листках рослин *C. hirta*, які можуть бути пов'язані з механізмом стійкості рослин до нафтозабрудненого ґрунту.

Матеріали та методи

Закладання дослідних ділянок. Для дослідження листків *C. hirta* заклали польові ділянки у південно-східній частині м. Борислава за такими географічними координатами: 49.2809709'' ПнШ, 23.4268623'' СхД. Викопали два рови глибиною 0,25 м і площею 4 м². Дно рову вистелили поліетиленою плівкою з перфораціями. В один із ровів, який слугував контролем, внесли місцевий дерново-підзолистий ґрунт із фоновим, природним нафтовим забрудненням, а у другий, модельний рів – місцевий дерново-підзолистий ґрунт із додаванням нафти в розрахунку 50 г на 1 кг ґрунту, добре вимішаний (використовували сиру нафту з Бориславського нафтового родовища густиною 0,86 г/мл). Через 20 днів на кожен ділянку висаджували 150 клонів рослин *C. hirta* віргінільного віку, які зростали на чистих територіях в однорідних екологічних умовах. Висаджували їх рядами у шаховому порядку в лунки глибиною 10–15 см, відстань між рослинами 15–25 см. Під час усього періоду росту рослин вологість ґрунту підтримували в межах 60 % від повної вологоємності.

Відбір зразків здійснювали на 30-ту добу росту рослин *C. hirta*, які перебували у фазі розетки (7–9 листків). Листки відбирали рандомно зі середньої частини пагона (3–4-й листок знизу) з рослин кожної ділянки. Зібрані листки для анатомічних досліджень фіксували в 96 %-ному і зберігали в 70 %-ному етиловому спирті [32].

Морфометричний аналіз. Поперечні зрізи листків отримували зі середньої частини листкової пластинки. Зрізи здійснювали лезом від руки [40]. У кожному варіанті аналізували не менше 15 листкових пластинок. Зображення отримували за допомогою бінокулярного мікроскопа XS-5520 MICROMED разом із модулем цифрової кольорової камери 5 Mpix (CCD). Морфометричні показники клітин – діаметр (довжина і ширина), площа – вимірювали з мікроскопічних зображень за допомогою програмного забезпечення *Micro Capture Install* (версія 9.3).

Результати обробляли статистично за допомогою пакета програм аналізу даних електронних таблиць Microsoft Excel. У роботі наведено усереднені дані та їхні стандартні

похибки. Відмінності між варіантами дослідів вважали вірогідними за рівня значущості $p < 0,05$ за критерієм Стьюдента.

Результати і їхнє обговорення

В осоки шорстковолоистої листовка пластинка у поперечному перерізі має V-подібний вигляд, характерний для більшості видів рослин із родини *Cyperaceae*, але величина кута між половинками листової пластинки залежить від умов, у яких ростуть рослини: в контрольному варіанті більше 90° , а у рослин *C. hirta*, які росли на нафтозабрудненому ґрунті, менше 90° (рис. 1).

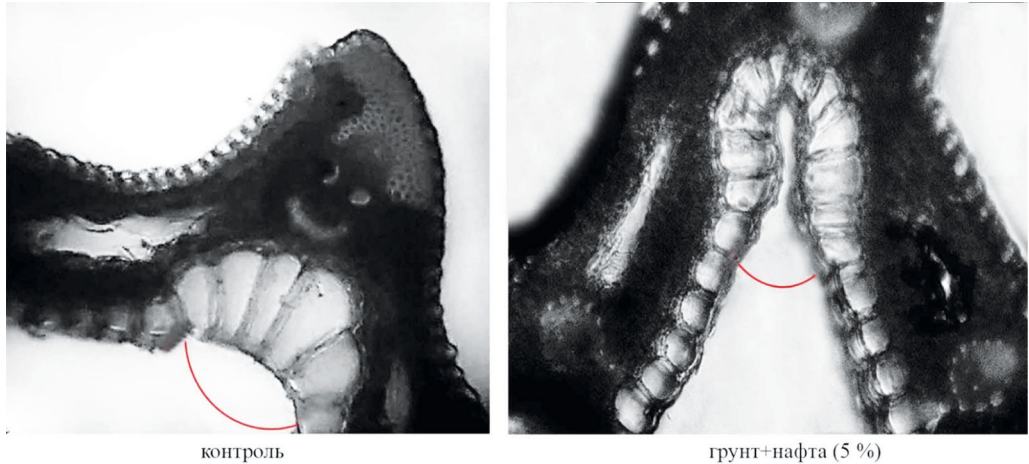


Рис. 1. Поперечні перерізи листових пластинок *C. hirta* на 30-ту добу росту в умовах нафтового забруднення ґрунту (5 %) (x150) (червоною лінією виділено моторні клітини)

Під центральною жилкою, на адаксіальній стороні листка *C. hirta*, було виявлено значно більші епідермальні клітини (рис. 1). Ці великі клітини, які помітно ширші та вищі порівняно з типовими клітинами епідермісу, утворювали аркоподібну групу. Їх залучають до моторних клітин (*bulliform cells* – BCs). У контрольних рослин аркоподібна група складалася з 6–8, а у рослин, які росли на нафтозабрудненому ґрунті, – з 10–12 моторних клітин, які, віддаляючись від центральної жилки, стають дрібнішими в обох варіантах. У рослин, які росли на нафтозабрудненому ґрунті, висота і площа BCs була меншою на 46 % та 31, відповідно, порівняно з контролем. А за шириною моторні клітини різних варіантів листків рослин *C. hirta* майже не відрізнялися між собою (див. таблицю).

Морфометрична характеристика моторних клітин *C. hirta* за умов росту на 5 % нафтозабрудненому ґрунті ($M \pm m$, $n=15$ листків)

Варіанти	Кількість BCs*	Висота BCs (найбільшої), мкм	Ширина BCs, мкм	Площа BCs, мкм ²
Контроль	7,0±1,20	38,07±2,35	12,79±0,74	4120,91±78,89
Ґрунт+нафта	11,6±0,88*	20,57±1,27**	15,20±1,13***	2823,31±103,02**

Примітка: рівні значущості за тестом t: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p > 0,1$; *BCs – моторні клітини

У контрольних рослин більшість BCs мала овальну, а у дослідних – грушоподібну форму (рис. 1). У BCs, як і у решти клітин епідермісу, клітинна стінка, що межує зі зовнішнім середовищем, покрита кутикулою (рис. 2), товщина якої є більшою, незалежно від варіанта дослідів (рис. 3). У контрольних рослин товщина кутикули BCs у 2 рази

перевищувала відповідний показник клітин епідерми, у дослідних рослин за дії нафти – у 1,5 раза.

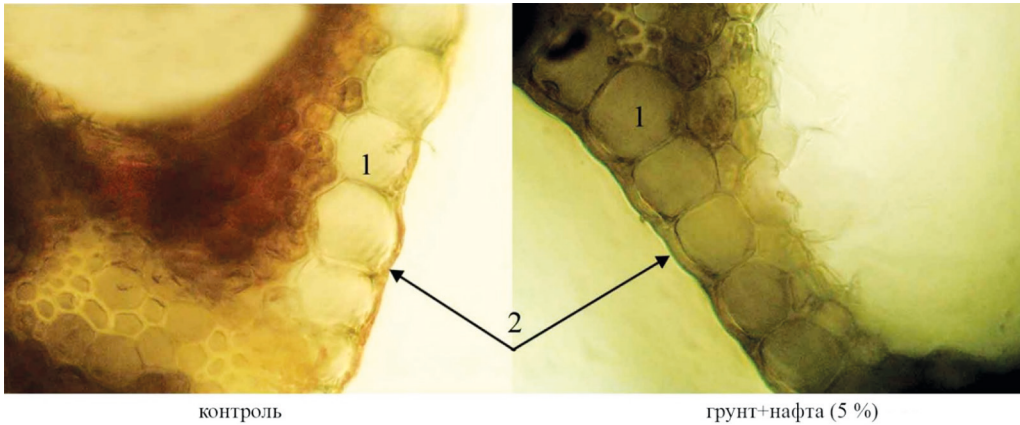


Рис. 2. Епідермальні клітини (1) та кутикула (2) листків у рослин *C. hirta* на 30-ту добу росту на нафтозабрудненому ґрунті (5 % нафти) (x400)

У рослин осоки шорстковолосистої, що росли на нафтозабрудненому ґрунті в умовах гіршого постачання водою, стимулювався синтез кутикули. Епідермальні клітини мали товстішу кутикулу у 2,7 раза, моторні клітини у 2 рази, порівняно з контролем (рис. 3).

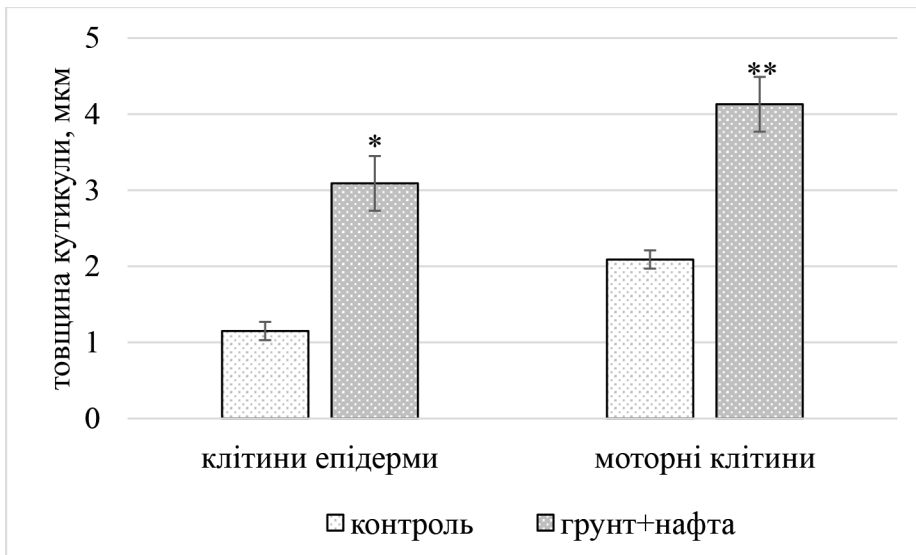


Рис. 3. Товщина кутикули епідермальних і моторних клітин рослин *C. hirta* за умов росту на 5 % нафтозабрудненому ґрунті (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$)

Анатомічна будова листків має важливе значення для адаптації рослин до зовнішніх впливів [37]. Особливо велике значення має багатофункціональна покривна тканина – епідерміс, який насамперед виконує бар'єрну функцію, підтримує необхідний рівень оводненості клітин [38]. Для зменшення втрати води під час посухи деякі рослини розвинули специфічні типи епідермальних клітин, які називаються моторними [26].

Моторні клітини вперше описано наприкінці 1800-х років, і їх все ще досліджують за допомогою нових методів [22]. До цих клітин можна залучити великі, з тонкими стінками, спеціалізовані епідермальні клітини, що утворюють віялоподібну групу на адаксіальній стороні листків рослин із родини *Cyperaceae* [26, 28]. Роль BCs для листків окремих видів родини *Carex* під час посухи настільки велика, що деякі автори [23] залучають їх до “cellules déplissement” (складні клітини) або “appareil déplissement” (складний механізм). Вони виконують різноманітні функції: накопичують воду, беруть участь у збільшенні площі листка шляхом розтягу клітин, у рухах зрілих листків і, таким чином, у регуляції надходження світла до клітин мезофілу. Дослідження останніх років [22, 26, 39] показали, що можливість рухатися залежить від тургорного тиску в моторних клітинах і від їхнього розташування у структурі листка.

Отримані нами результати досліджень свідчать про те, що у регуляції згортання листків осоки шорстковолосої, яка росла на нафтозабрудненому ґрунті, визначальною є кількість моторних клітин. Це відповідає сучасній точці зору, що збільшення кількості BCs забезпечує більш ефективне скручування/складання листків шляхом втрати ними тургору за умов водного стресу [22, 31, 35].

Якщо листок складається, то зменшується площа інсоляції та, відповідно, знижується інтенсивність транспірації, а це є ознакою стресостійкості [28, 37]. Виявлено, що оптимально кращим варіантом для пом'якшення наслідків посухи є частково складений листок [36]. Показано, що в розгорнутому стані листки рису втрачали 52 % води, а коли були частково складені, – лише 36 % води [29].

Моторні клітини також слугують резервуаром для накопичення води [22]. Якщо їхня кількість збільшується, то зростає вміст води у листках рослин *C. hirta*, які росли на нафтозабрудненому ґрунті, підвищується їхня посухостійкість і подовжується період фотосинтетичної активності. Проте об'єм води в окремій моторній клітині за дії нафти знижується, бо зменшується її висота і площа поверхні. У зазначених стресових умовах змінюється форма BCs з овальної на грушоподібну, що сприяє складанню до купи двох половинок листка. Відомо, що форма моторних клітин змінюється залежно від тургорного тиску в них [39]. У тургесцентному стані BCs мають овальну форму і листкова пластинка є відкритою, тоді як під час зниження тургорного тиску вони набувають грушоподібної форми і листок складається. Зменшення розмірів і зміну форми BCs під час водного стресу спостерігали у бамбуку [35], кукурудзи [22].

Зневоднення моторних клітин відбувається через кутикулу, яка є більш водонепроникною, порівняно з кутикулою епідерми, незважаючи на її товщину [22]. Водонепроникність кутикули обумовлена не товщиною, а складом – наявністю полісахаридних фібрил, які полегшують проходження води [12, 27, 30, 33]. Було показано, що у рослин, які мали більшу товщину кутикули BCs, ніж епідерма, але зі зміненим складом воску та кутину, кутикули мали більшу водонепроникність [22].

Товстіший шар кутикули у дослідних рослин *C. hirta* індукується дефіцитом води у ґрунті [18] та сприяє стійкості до посухи [16]. Відкладання товстішого шару кутикули під час посухи спостерігали у багатьох рослин: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Avena sativa* L., *Triticum aestivum* L., *Zea mays* L., *Cucumis sativus* L. *Solanum lycopersicum* L., *Malus domestica* Borkh., *Sorghum bicolor* (L.) Moench, *Hordeum vulgare* L. *Glycine max* (L.) Merr, *Gossypium hirsutum* L., *Camellia sinensis* (L.) Kuntze [6, 8, 14, 17, 19, 20, 41].

Таким чином, рослини *C. hirta*, які ростуть на нафтозабрудненому ґрунті й зазнають водного стресу, виробили анатомічну пластичність структурних елементів листків. У них

утворюється більша кількість моторних клітин, що дає листкам змогу швидше складатись і тим самим оберігати їх від зневоднення. Також за цих умов росту епідерма листків покривається товстішою кутикулою. Менші розміри моторних клітин листка і велика товщина кутикули – ознаки посухостійкі рослин. Однак дана тема потребує подальших досліджень BCs на різних стадіях розвитку рослини і самого листка, структури кутикули BCs та епідерми. Ми вважаємо, що деякі додаткові дослідження необхідні для того, щоб отримати більш точні дані про роль моторних клітин у стійкості рослин до нафтового забруднення ґрунту.

Дотримання етичних норм

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

Orcid

Л. В. Буньо <https://orcid.org/0000-0002-1042-2966>

О. М. Цвілинюк <https://orcid.org/0000-0002-5179-5179>

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Буньо Л. В., Цвілинюк О. М., Терек О. І. Зміна морфогенезу підземних органів рослин *Carex hirta* L. за умов росту на нафтозабрудненому ґрунті // Біологічні студії/ *Studia Biologica*. 2017. Т. 11. № 3–4. С. 51–52.
2. Футорна О. А., Ольшанський І. Г. Мікроморфологічна характеристика галофіта *Juncus gerardii* Loisel. subsp. *gerardii* (*Juncaceae*) // *Modern Phytomorphology*. 2013. № 4. С. 341–348.
3. Цайтлер М. Й. Рекультивация фітоценозів техногенних екосистем м. Борислава // Стан, проблеми та перспективи нафтогазової промисловості України: матеріали міжнар. наук.-практ. конф. (Борислав, 7–9 вересня 2012 р.). Львів: Вид-во «Львівської політехніки», 2012. С. 85. <https://ena.lpnu.ua/handle/ntb/15368>
4. Цвілинюк О. М., Буньо Л. В., Карпін О. Л., Терек О. І. Мікориза у *Carex hirta* L. як одна із умов виживання у нафтозабрудненому ґрунті // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2012. Вип. 60. С. 320–326.
5. Цвілинюк О. М., Буньо Л. В., Карпін О. Л., Пенцак А. Я. Фітотримердіація нафтозабруднених ґрунтів за допомогою рослин *Carex hirta* L. // *Строительство, материаловедение, машиностроение*. 2017. Вып. 99. С. 187–193.
6. Abdullah H. M., Rodriguez J., Salacup J. M. et al. Increased cuticle waxes by overexpression of WSD1 improves osmotic stress tolerance in *Arabidopsis thaliana* and *Camelina sativa* // *J. Mol. Sci.* 2021. Vol. 22. doi: 10.3390/ijms22105173
7. Amran R. H., Jamal M. T., Pugazhendi A. et al. Biodegradation and Bioremediation of Petroleum Hydrocarbons in Marine Ecosystems by Microorganisms: A Review // *Nat. Environ. Pollut. Technol.* 2022. Vol. 21. N 3. P. 1149–1157. doi:10.46488/nept.2022.v21i03.019
8. Ayaz A., Huang H., Zheng M. et al. Molecular cloning and functional analysis of GmLACS2-3 reveals its involvement in cutin and suberin biosynthesis along with abiotic stress tolerance // *J. Mol. Sci.* 2021. Vol. 22. doi: 10.3390/ijms22179175
9. Badgal P., Chowdhary P., Bhat M. A., Soodan A. S. Phytolith profile of *Acrachne racemosa* (B. Heyne ex Roem. & Schult.) Ohwi (*Cynodonteae*, *Chloridoideae*, *Poaceae*) // *PLoS One*. 2022. Vol. 17. N 2. doi: 10.1371/journal.pone.0263721
10. Chen I., Li K.-T., Tsang C.-H. Silicified bulliform cells of *Poaceae*: morphological characteristics that distinguish subfamilies // *Botanical Studies*. 2020. Vol. 61. N 1. doi: 10.1186/s40529-020-0282-x.

11. Drábková L., Kirschner J. *Juncus uruguensis* – a member of the section *Juncotypus* (*Juncaceae*, *Juncus* subg. *Agathryon*) // Nord. J. Bot. 2008. Vol. 22. N 6. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2002.tb01929.x>
12. Fich E. A., Fisher J., Zamir D., Rose J. K. C. Transpiration from tomato fruit occurs primarily via trichome-associated transcuticular polar pores // Plant Physiol. 2020. Vol. 184. N 4. P. 1840–1852. <https://doi.org/10.1104/pp.20.01105>
13. Grigore M. N., Toma C. Anatomical adaptations of halophytes; A review of classic literature and recent findings. Cham, Switzerland: Springer, 2017. P. 325–338. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-66480-4>
14. Guo W., Wu Q., Yang L. et al. Ectopic expression of CsKCS6 from navel orange promotes the production of very-long-chain fatty acids (VLCFAs) and increases the abiotic stress tolerance of *Arabidopsis thaliana* // Front. Plant Sci. 2020. Vol. 11. doi: 10.3389/fpls.2020.564656
15. Jasmine J., Mukherji S. Impact of bioremediation strategies on slurry phasetreatment of aged oily sludge from a refinery // J. Environ. Manage. 2019. Vol. 246. P. 625–635. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.06.029>
16. Jumkudling S., Songsri P., Taratima W., Jongrunklang N. Diversity and Distribution of Anatomical Characteristics Involved with Drought Resistance of Inter-Specific (*Saccharum* spp. Hybrid × *S. spontaneum*) Sugarcane F1 Hybrid Population // Sugar Tech. 2022. Vol. 24. N 5. P. 1342–1356. <https://doi.org/10.1007/s12355-021-01067-2>
17. Li L., Du Y., He C. et al. Maize glossy6 is involved in cuticular wax deposition and drought tolerance // J. Exp. Bot. 2019. Vol. 70. P. 3089–3099. doi: 10.1093/jxb/erz131
18. Liu L., Wang X., Chang C. Toward a smart skin: Harnessing cuticle biosynthesis for crop adaptation to drought, salinity, temperature, and ultraviolet stress // Front. Plant Sci. 2022. Vol. 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.961829>
19. Lokesh U., Venkatesh B., Kiranmai K. et al. Overexpression of β -Ketoacyl Co-A Synthase 1 gene improves tolerance of drought susceptible groundnut (*Arachis hypogaea* L.) cultivar K-6 by increased leaf epicuticular wax accumulation // Front. Plant Sci. 2019. Vol. 9. doi: 10.3389/fpls.2018.01869
20. Lu Y., Cheng X., Jia M. et al. Silencing GhFAR3.1 reduces wax accumulation in cotton leaves and leads to increased susceptibility to drought stress // Plant Direct. 2021. Vol. 5. doi: 10.1002/pld3.313
21. Mader A., Langer M., Knippers J., Speck O. Learning from plant movements triggered by bulliform cells: the biomimetic cellular actuator // J. R. Soc. Interface. 2020. Vol. 17. N 169. <https://doi.org/10.1098/rsif.2020.0358>
22. Matschi S., Vasquez M. F., Bourgault R. et al. Structure-function analysis of the maize bulliform cell cuticle and its potential role in dehydration and leaf rolling // Plant Direct. 2020. Vol. 4. N 10. doi: 10.1002/pld3.282
23. Molina A., Acedo C., Llamas F. The relationship between water availability and anatomical characters in *Carex hirta* // Aquatic Botany. 2006. Vol. 85. P. 257–262.
24. Nedukha O. M. Effects of moderate drought on leaf bulliform cells of aquatic and coastal population of *Phragmites australis* // Turk. J. Bot. 2022. Vol. 46. P. 459–472. doi:10.55730/1300-008X.2722
25. Partovinia A., Soorki A.A., Koosha M. Synergistic adsorption and biodegradation of heavy crude oil by a novel hybrid matrix containing immobilized *Bacillus licheniformis*: Aqueous phase and soil bioremediation // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2021. Vol. 222. doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112505

26. Qiao P., Lin M., Vasquez M. et al. Machine Learning Enables High-Throughput Phenotyping for Analyses of the Genetic Architecture of Bulliform Cell Patterning in Maize // *G3 (Bethesda)*. 2019. Vol. 9. N 12. P. 4235–4243. doi: 10.1534/g3.119.400757
27. Reynoud N., Petit J., Bres C. et al. The Complex Architecture of Plant Cuticles and Its Relation to Multiple Biological Functions // *Front. Plant Sci.* 2021. Vol. 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.782773>
28. Roodt D. Bringing on the bulliform cells: a complex transcriptional regulatory module keeps rice leaves flat // *Plant Physiology*. 2021. Vol. 185. N 4. P. 1476–1478. doi: 10.1093/plphys/kiab037
29. Singh S., Singh T. N., Chauhan J. S. Living with limited water, part II: Dynamics of leaf rolling, leaf water homeostasis and water economy by hybrid rice // *J. Crop Improv.* 2011. Vol. 25. N 4. P. 435–457. <https://doi.org/10.1080/15427528.2011.583559>
30. Slot M., Nardwattanawong T., Hernández G. G. et al. Large differences in leaf cuticle conductance and its temperature response among 24 tropical tree species from across a rainfall gradient // *New Phytologist*. 2021. Vol. 232. N 4. P. 1618–1631. <https://doi.org/10.1111/nph.17626>
31. Sun J., Cui X., Teng S. et al. HD-ZIP IV gene Roc8 regulates the size of bulliform cells and lignin content in rice // *Plant Biotechnol. J.* 2020. Vol. 18. N 12. P. 2559–2572. <https://doi.org/10.1111/pbi.13435>
32. Tüzün C.Y., Toker M. C., Toker G. Anatomical investigations on root, stem, and leaf of *Gentiana olivieri* Griseb // *Pharmacognosy Magazine*. 2011. Vol. 7. N 25. P. 9–13. doi: 10.4103/0973-1296.75877
33. Vráblová M., Marková D., Vrábl D. et al. Surface plasmon resonance: An innovative method for studying water permeability of plant cuticles // *Plant Science*. 2021. Vol. 310. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2021.110978>
34. Wang C., Lu H., Zhang J. et al. Bulliform Phytolith Size of Rice and Its Correlation With Hydrothermal Environment: A Preliminary Morphological Study on Species in Southern China // *Front. Plant Sci.* 2019. Vol. 10. doi: 10.3389/fpls.2019.01037
35. Wu H., Fan Y., Yu F. et al. Leaf Anatomical Plasticity of *Phyllostachys glauca* McClure in Limestone Mountains Was Associated with Both Soil Water and Soil Nutrients // *Forests*. 2022. Vol. 13. <https://doi.org/10.3390/f13040493>
36. Xu P. Z., Ali A., Han B. L., Wu X. J. Current advances in molecular basis and mechanisms regulating leaf morphology in rice // *Front. Plant Sci.* 2018. Vol. 9. doi: 10.3389/fpls.2018.01528
37. Yang H., Wang T., Yu X. et al. Enhanced sugar accumulation and regulated plant hormone signalling genes contribute to cold tolerance in hypoploid *Saccharum spontaneum* // *BMC Genomics*. 2020. Vol. 21. doi: 10.1186/s12864-020-06917-z
38. Yang X., Lu M., Wang Y. et al. Response Mechanism of Plants to Drought Stress // *Horticulturae*. 2021. Vol. 7. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7030050>
39. Yavas I., Jamal M. A., Din K. U. et al. Drought-Induced Changes in Leaf Morphology and Anatomy: Overview, Implications and Perspectives // *Pol. J. Environ. Stud.* 2023. Vol. 33. N 2. P. 1517–1530. <https://doi.org/10.15244/pjoes/174476>
40. Yeung E. C. A beginner's guide to the study of plant structure. In: Tested studies for laboratory teaching. 1998. Vol. 19. P. 125–141. Ed. S. J. Karcher. Proceedings of the 19th Workshop/Conference of the Association for Biology Laboratory Education (ABLE). 365 p.
41. Zhang C. L., Hu X., Zhang Y. L. et al. An apple long-chain acyl-CoA synthetase 2 gene enhances plant resistance to abiotic stress by regulating the accumulation of cuticular wax // *Tree Physiol.* 2020. Vol. 40. P. 1450–1465. doi: 10.1093/treephys/tpaa079

BULLIFORM CELLS OF LEAVES OF *CAREX HIRTA* UNDER CONDITIONS OF GROWTH ON OIL POLLUTED SOIL**L. Bunio, O. Tsvilnyuk**

*Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskiy St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: bunio.lyubov@gmail.com; olha.tsvilnyuk@lnu.edu.ua*

To date, there is little data on how plants of the *Cyperaceae* family adapt to growth on oil-contaminated soils due to changes in the anatomical structure of the leaves. *C. hirta* is the most resistant among sedges to oil pollution of soils in Boryslav. Oil extraction has been carried out here since the 18th century and continues to this day. This plant species is a phytoremediant. It successfully reduces the content of oil products in clay soils that strongly adsorb hydrophobic organic components of oil. Plants growing on oil-contaminated soil suffer primarily from drought. Endogenous plant resistance programs are modified in such a way that structural and metabolic changes help overcome adverse environmental conditions. One of the main structural changes in response to stress is changes in leaves. In the leaves of *C. hirta* contain specialized bulliform cells (BCs) on the adaxial surface. BCs enable more efficient curling/folding of leaves by losing their turgor under water stress conditions, resulting in reduced insolation area. When growing on oil-contaminated soil, which has hydrophobic properties, more BCs were formed (10–12, and in the control 6–8 cells), which affect the angle of leaf blade opening and consequently, the intensity of transpiration on the intensity of transpiration of *C. hirta*. However, under these stressful conditions, the height and surface area of BCs decreased, and their shape changed from oval to pear-shaped. Also, under these stressful conditions, the following was formed thicker cuticle was formed on both epidermal (2.7 times) and motor (2 times) cells of *C. hirta*. The increase in the number of motor cells and thicker cuticle contributed to the preservation of water in in the plant under conditions of difficult water absorption from oil-contaminated soil. This study extends the current understanding of the strategies that plants use to cope with stress through the anatomical plasticity of leaf structural elements.

Keywords: bulliform cells, cuticle, *Carex hirta*, stress, oil pollution soil