

МОРФОМЕТРИЧНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПРОДИХІВ РОСЛИН РОДУ *PHILADELPHUS* L. У ЗВ'ЯЗКУ З ЇХ ПОСУХОСТІЙКІСТЮ

Ю. КРУГЛЯК

Національний ботанічний сад ім. М. М. Гришка НАН України
Україна, 01014 Київ, вул. Тімірязєвська, 1
e-mail: ulija_kr@ukr.net

У статті викладені результати дослідження розмірів і щільності продихів рослин таких видів роду *Philadelphus* L. із колекції дендрарію Національного ботанічного саду ім. М. М. Гришка НАН України: *Ph. brachybotrys* Koehne, *Ph. × floribundus*, *Ph. incanus* Koehne, *Ph. magdalenae* Koehne, *Ph. satsumanus* Miq., *Ph. schrenkii* Rupr. et Maxim., *Ph. tenuifolius* Rupr. et Maxim. Рослини роду *Philadelphus* є інтродуцентами для України. Важливим показником адаптації інтродуцентів до нових умов середовища є їх здатність витримувати посушливі періоди року. Одним із методів, що допомагає встановити потенційну посухостійкість рослинних організмів є дослідження розмірів продихів і їх кількості на одиницю площі листової поверхні. У ксерофітних рослин більше продихів на одиницю площі листової пластинки, а розмір їх менший. Метою роботи було визначити морфометричні показники продихових апаратів рослин роду *Philadelphus* та оцінити посухостійкість рослин залежно від розмірів продихів та їх щільності. Стан продихового апарату визначали шляхом виготовлення епідермальних відбитків. Продиховий апарат розглядали під світловим мікроскопом Primo Star при збільшенні $\times 40$. Для фіксації фактичного матеріалу користувались цифровим фотоапаратом Canon PowerShot A640, яким оснащувався мікроскоп. Виміри довжини і ширини продихів проводили на комп'ютері за допомогою ліцензійної програми Axio Vision Release 4.7. За морфометричними характеристиками продихових апаратів потенційно найстійкішими до посухи є рослини *Ph. brachybotrys* і *Ph. schrenkii*. Це виражається у найменших розмірах продихів ($18,4 \pm 0,34 \times 8,26 \pm 0,16$ мкм та $18,64 \pm 0,28 \times 8,1 \pm 0,15$ мкм відповідно), та їх найбільшій кількості на одиницю площі ($151,72 \pm 9,22$ шт/мм² та $130,98 \pm 7,54$ шт/мм² відповідно). Потенційно найменша стійкість в посушливий період року характерна для *Ph. incanus* і *Ph. × floribundus*. Розміри їхніх продихів виявились одними з найбільших, а щільність – однією з найменших.

Ключові слова: *Philadelphus* L., продихи, інтродукція, інтродуценти, посухостійкість.

Вступ. *Philadelphus* L. – південногларктичний американо-азійський рід, види якого входять до складу флор Північної Америки, східної частини Азії (Далекий схід і Гімалаї), Кавказу та Південної Європи (Кохно та ін., 2005; Flora of China, 2001), тому для України вони є інтродуцентами. Важливим показником адаптації інтродуцентів до нових умов середовища є їх здатність витримувати посушливі періоди року. Для Лісостепу України в останні роки характерні тривалі спекотні періоди влітку з відсутністю опадів. Це є несприятливим фактором при інтродукції нових деревних рослин, тому дослідження їх посухостійкості є особливо актуальним.

Одним із методів, що допомагає встановити потенційну посухостійкість рослинних організмів є дослідження розмірів продихів і їх кількості на одиницю площі листової поверхні.

Продихи відіграють важливу роль у газообміні між листком і повітрям: це основний провідний шлях для водяної пари, вуглекислого газу і кисню (Camargo, Marengo, 2011; Dittberner, Korte, Mettler-Altmann, Weber, Monroe, de Meaux, 2016; Hetherington, Woodward, 2003). Але при

інтенсивному освітленні, коли продихи відкриті, рослина енергійно випаровує воду, що призводить до зниження тургоресцентного стану клітин та в'янення рослин. Внаслідок цього зменшується або цілком припиняється фотосинтез (Слейчер, 1970).

Для того, щоб рослини ефективно використовували воду, продихи мають забезпечити відповідний баланс між потребами фотосинтезу в CO₂ і втратами води за рахунок транспірації (Lawson, von Caemmerer, Baroli, 2011). Баланс між цими двома процесами залежить від реакції продихів на екологічні і внутрішні сигнали рослинного організму (Lawson, Blatt, 2014).

Дослідженнями доведено, що продихи покритонасінних реагують закриттям на підвищені концентрації CO₂, тим самим забезпечуючи ефективне використання води, в той час як у спорових і голонасінних ця властивість відсутня (Brodribb, McAdam, Jordan, Field, 2009; Brodribb, McAdam, 2011). Також встановлено, що чутливість продихів до водного потенціалу у рослині і вологості повітря більша, ніж до фотосинтезуючих факторів оточуючого

середовища (концентрація CO₂ і інтенсивність освітлення) (Aasamaa, Sober, 2011).

Отже, структура продихового апарату відображає пристосування рослинного організму до умов природного місцезростання, а саме до кількості сонячної радіації і вологості. Хоча ця особливість є видоспецифічною і формується філогенетично, вона може варіювати в залежності від умов зовнішнього середовища всередині виду в межах норми реакції генотипу. При перенесенні рослин в нові умови вторинного ареалу відбуваються кореляційні зміни в структурі продихового апарату через адаптивні процеси, які активуються в рослинному організмі внаслідок зміни середовища зростання. Про ступінь активності цих процесів можна судити за показником коефіцієнта варіації (Лакін, 1990).

Розміри і щільність продихів є одними з показників, що характеризують ксерофілію. У ксерофітних рослин більше продихів на одиницю площі листової пластинки, а розмір їх менший.

Метою роботи було визначити морфометричні показники продихових апаратів рослин роду *Philadelphus* та оцінити посухостійкість рослин залежно від розмірів продихів та їх щільності.

Матеріали та методи. Об'єктами досліджень були рослини таких видів роду *Philadelphus*, що зростають у колекції дендрарію Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України (НБС): *Ph. brachybotrys* Koehne, *Ph. × floribundus*, *Ph. incanus* Koehne, *Ph. magdalenae* Koehne, *Ph. satsumanus* Miq., *Ph. schrenkii* Rupr. et Maxim., *Ph. tenuifolius* Rupr. et Maxim.

Дослід проводили у 2016 році у другій половині літа у фазу повної зрілості листків. Цьому передував тривалий період з досить

високою середньомісячною температурою повітря і невеликою кількістю опадів (рис. 1). Кліматограму будували за даними інтернет-сайту (<https://meteopost.com>).

Для визначення кількості та розмірів продихів вибирали типові листки із середньої частини кущів. Стан продихового апарату визначали шляхом виготовлення епідермальних відбитків (Volenikova, Ticha, 2001). Для цього на нижню поверхню листової пластинки біля центральної жилки наносили тонкий шар прозорого парфумерного лаку і давали йому висохнути. Далі за допомогою тонкої клейкої стрічки знімали репліку шляхом наклеювання її на полаковану поверхню і переносили на предметні скельця. Продиховий апарат розглядали під світловим мікроскопом Primo Star (Carl Zeiss, Jena, Німеччина) при збільшенні $\times 40$. Для фіксації фактичного матеріалу користувалися цифровим фотоапаратом Canon Power Shot A640, яким оснащувався мікроскоп. Виміри довжини і ширини продихів проводили на комп'ютері за допомогою ліцензійної програми Axio Vision Release 4.7 (Carl Zeiss, Jena, Німеччина). Для визначення кількості продихів на 1 мм² спершу визначали їхню кількість в полі зору мікроскопа при збільшенні $\times 40$ (Паушева, 1988). Площу поля зору визначали шляхом перемноження дистальних показників горизонтальної та вертикальної лінійок робочої області програми. Кількість продихів вираховували за формулою:

$$N=n/S,$$

де N – кількість продихів на 1 мм², шт.; n – кількість продихів у полі зору мікроскопа, шт.; S – площа поля зору мікроскопа, мм².

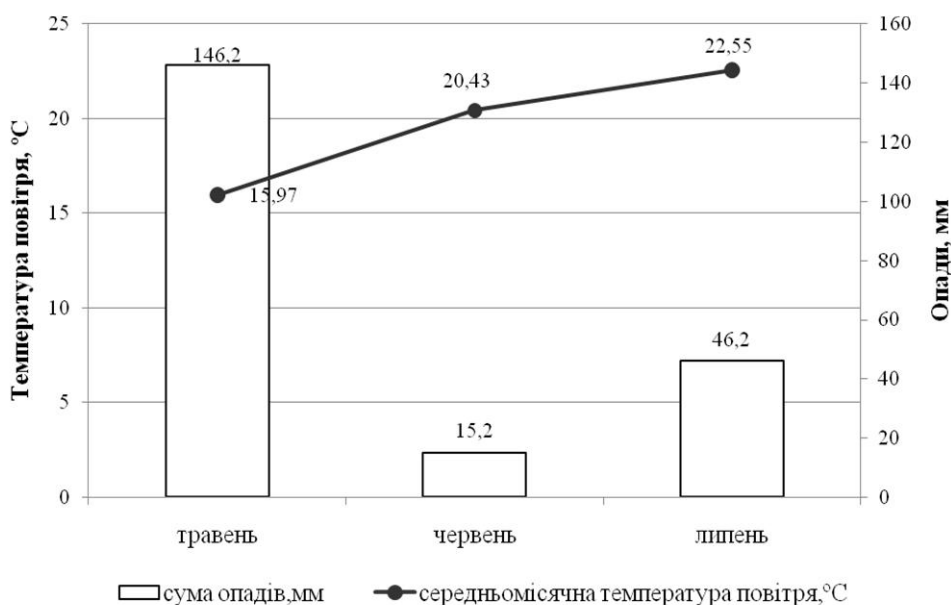


Рис. 1. Кліматограма (Київ, травень–липень, 2016 р.)

Fig. 1. Climatogram (Kyiv, may–july, 2016 year)

Отримані дані статистично обробляли за методикою Г. П. Лакіна (1990) з використанням програми Microsoft Excel. Для спрощення порівняння розмірів продихів було введено інтегральний показник площі продихових апаратів (S), який визначався шляхом перемноження довжини продихів на їхню ширину. Слід зазначити, що це відносний показник і може бути використаний лише як допоміжний при співставленні даних, тому що розраховується для прямокутника, а продихи мають еліптичну форму.

Результати та обговорення. Найменші продихи виявились у рослин *Ph. brachybotrys* і *Ph. schrenkii*, а найбільші – у *Ph. incanus*, *Ph. magdalenae* і *Ph. × floribundus*. Ця різниця є статистично достовірною (табл. 1).

Коефіцієнт варіації середньої арифметичної довжини продихів коливався у межах від 9,69 % до 18,88 %. Найнижчий він у *Ph. satsumanus*, а найвищий – у *Ph. × floribundus*.

Діапазон коливання коефіцієнта варіації середньої арифметичної ширини продихів був дещо вужчий і коливався у межах від 13,5 % до 18,88 %. Найнижчий він у *Ph. satsumanus*, а найвищий – у *Ph. incanus*.

Найбільша щільність продихів серед досліджених рослин роду *Philadelphus* у *Ph. brachybotrys* ($151,72 \pm 9,22$ шт/мм²), а найменша – у *Ph. satsumanus* ($75,73 \pm 3,36$ шт/мм²) (табл. 2). Також одна з

найбільших щільностей продихів спостерігалась на листках *Ph. schrenkii* ($130,98 \pm 7,54$ шт/мм²). Менша кількість продихів на одиницю листової поверхні також характерна для *Ph. incanus* і *Ph. × floribundus* (відповідно $91,46 \pm 5,38$ шт/мм² і $91,99 \pm 5,92$ шт/мм²).

За щільністю продихів між більшістю досліджених рослин різних видів роду *Philadelphus* є істотна різниця. Відсутня вона лише між парами *Ph. incanus*–*Ph. × floribundus* і *Ph. tenuifolius*–*Ph. magdalenae*.

Коефіцієнт варіації середньої арифметичної кількості продихів коливався у межах від 10,19 % до 20,76 %. Найнижчий він у *Ph. incanus*, а найвищий – у *Ph. schrenkii*. Серед рослин з досить високим коефіцієнтом варіації (більше 20) також слід відмітити *Ph. tenuifolius* і *Ph. × floribundus*. Це свідчить, що у всіх цих рослин адаптивні процеси за вказаною ознакою протікають активніше, ніж у інших досліджених рослин.

Висновки. За морфометричними характеристиками продихових апаратів потенційно найстійкішими до посухи є рослини *Ph. brachybotrys* і *Ph. schrenkii*. Це виражається у найменших розмірах їхніх продихів ($18,4 \pm 0,34 \times 8,26 \pm 0,16$ мкм та $18,64 \pm 0,28 \times 8,1 \pm 0,15$ мкм відповідно), та їх найбільшій кількості на одиницю площі ($151,72 \pm 9,22$ шт/мм² та $130,98 \pm 7,54$ шт/мм² відповідно).

Таблиця 1.
Розміри продихів рослин роду *Philadelphus*

Table 1.
Dimensions of stomata of plants *Philadelphus* genus

Об'єкт досліджень	Д / Ш	М, мкм	σ	V, %	$\pm m_M$, мкм	P, %	Межі коливань		S, мкм ²
							min, мкм	max, мкм	
<i>Ph. brachybotrys</i>	Д	18,4	2,42	13,14	0,34	1,82	13,69	23,46	151,98
	Ш	8,26	1,16	14,00	0,16	1,94	6,37	11,33	
<i>Ph. × floribundus</i>	Д	19,92	3,76	18,88	0,53	2,67	14,91	25,32	193,82
	Ш	9,73	1,50	15,44	0,21	2,18	6,82	13,92	
<i>Ph. incanus</i>	Д	22,65	2,74	12,11	0,73	3,24	16,76	27,41	238,73
	Ш	10,54	1,99	18,88	0,53	5,05	7,54	13,71	
<i>Ph. magdalenae</i>	Д	20,52	2,23	10,86	0,31	1,52	14,96	25,62	215,67
	Ш	10,51	1,88	17,91	0,26	2,51	5,75	15,47	
<i>Ph. satsumanus</i>	Д	17,5	1,69	9,69	0,26	1,48	13,55	21,59	157,5
	Ш	9,00	1,22	13,50	0,19	2,06	6,33	12,28	
<i>Ph. schrenkii</i>	Д	18,64	2,12	11,38	0,28	1,48	14,94	23,74	150,98
	Ш	8,1	1,13	13,98	0,15	1,82	6,46	10,45	
<i>Ph. tenuifolius</i>	Д	17,85	2,07	11,6	0,28	1,55	14,45	23,54	168,15
	Ш	9,42	1,68	17,8	0,22	2,38	6,41	12,21	
HP₀₅									16,41

Д – довжина; Ш – ширина; М – середня арифметична; σ – середнє квадратичне відхилення; V_M – коефіцієнт варіації середньої арифметичної; $\pm m_M$ – похибка середньої арифметичної; P – показник точності досліджу; min, max – мінімальне і максимальне значення, S – площа продихового апарату.

Таблиця 2.
Щільність продихів рослин роду *Philadelphus*

Об'єкт досліджень	N, шт/мм ²	V, %	± m _N , шт/мм ²
<i>Ph. brachybotrys</i>	151,72	19,23	9,22
<i>Ph. × floribundus</i>	91,99	20,34	5,92
<i>Ph. incanus</i>	91,46	10,19	5,38
<i>Ph. magdalenae</i>	115,46	17,45	5,59
<i>Ph. satsumanus</i>	75,73	16,01	3,36
<i>Ph. schrenkii</i>	130,98	20,76	7,54
<i>Ph. tenuifolius</i>	110,96	20,48	5,68
НІР₀₅	15,45		

N – кількість продихів; ± *m_N* – похибка середньої арифметичної; *V_N* – коефіцієнт варіації середньої арифметичної.

Потенційно найменша стійкість в посушливий період року характерна для *Ph. incanus* і *Ph. × floribundus*. Розміри їхніх продихів виявились одними з найбільших, а щільність – однією з найменших.

Список літератури:

1. Кохно М.А., Трофименко Н.М., Пархоменко Л.І. та ін. Дендрофлора України. Дикорослі й культивовані дерева і куші. Покритонасінні. Ч. II. Довідник / за ред. М.А. Кохна, Н.М. Трофименко. – К.: Фітосоціоцентр, 2005. – 716 с.
2. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
3. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. – М.: Агропромиздат, 1988. – 272 с.
4. Слейчер Р. Водный режим растений. – М.: Мир, 1970. – 365 с.
5. Aasamaa K., Sober A. Stomatal sensitivities to changes in leaf water potential, air humidity, CO₂ concentration and light intensity, and the effect of abscisic acid on the sensitivities in six temperate deciduous tree species. *Environmental and Experimental Botany*. 2011. № 71. P. 72 – 78.
6. Brodribb T. J., McAdam S. A., Jordan G.J., Field T.S. Evolution of stomatal responsiveness to CO₂ and optimisation of water-use efficiency among land plants. *New Phytologist*. 2009. № 183. P. 839 – 847.
7. Brodribb T. J., McAdam S. A. Passive Origins of Stomatal Control in Vascular Plants. *Science*. 2011. № 331 (6017). P. 582 – 585. doi: <https://doi.org/10.1126/science.1197985>
8. Camargo M. A., Marengo R. A. Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in Central Amazonia. *Acta Amazonica*. 2011. Vol. 41, № 2.
9. Dittberner H., Korte A., Mettler-Altmann T., Weber A., Monroe G., de Meaux J. Natural variation in stomata size contributes to the local adaptation of water-use efficiency in *Arabidopsis thaliana*. *Vitis*. 2016. № 55, P. 17 – 22.
10. Flora of China. – Missouri BGP, 2001. – Vol. 8. – P. 395 – 403.
11. Hetherington A.M, Woodward F.I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*. 2003. № 424 (6951), P. 901 – 908.
12. Lawson T., Blatt M.R. Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency. *Plant Physiology*. 2014, Vol. 164, P. 1556 – 1570.
13. Lawson T., von Caemmerer S., Baroli I. Photosynthesis and stomatal behaviour. *Progress in Botany*. 2011. № 72, P. 265 – 304.
14. Volenikova M.; Ticha I. Insertion profiles in stomatal density and sizes in *Nicotiana tabacum* L. plantlets. *Biologia Plantarum*. 2001. № 44. P. 161 –165.
15. <https://meteopost.com/weather/archive/>

References:

1. Kohno MA, Trofymenko N, eds. Dendroflora Ukraine. Wild And Cultivated trees and shrubs. Angiosperms. Part II [Dendroflora Ukrainy. Dykorusli j kul'tyvovani dereva i kushchi. Pokrytonasinni. Chastyna II]. Kyiv: Fitosociocentr; 2005. (in Ukrainian).
2. Lakin GF. Biometrics [Biometrija]. Moscow: Vysshaja shkola; 1990. (in Russian).
3. Pausheva ZP. Workshop on plant cytology [Praktikum po citologii rastenij]. Moscow: Agropromizdat; 1988. (in Russian).
4. Slejcher R. Water regime of plants [Vodnyj rezhim rastenij]. Moscow: Mir; 1970. (in Russian).
5. Aasamaa K, Söber A. Stomatal sensitivities to changes in leaf water potential, air humidity, CO₂ concentration and light intensity, and the effect of abscisic acid on the sensitivities in six temperate deciduous tree species. *Environ Exp Bot*. 2011; 71 (1): 72-78. doi:10.1016/j.envexpbot.2010.10.013
6. Brodribb TJ, McAdam SAM, Jordan GJ, Feild TS. Evolution of stomatal responsiveness to CO₂ and optimization of water-use efficiency among land plants. *New Phytol*. 2009; 183 (3): 839-847. doi:10.1111/j.1469-8137.2009.02844.x.
7. Brodribb TJ, McAdam SAM. Passive Origins of Stomatal Control in Vascular Plants. *Science*. 2011; 331 (6017): 582-585. doi:10.1126/science.1197985.
8. Camargo MAB, Marengo RA. Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in

- Central Amazonia. *Acta Amaz.* 2011; 41 (2): 205-212. doi:10.1590/S0044-59672011000200004.
9. Dittberner H, Korte A, Mettler-Altmann T, Weber APM, Monroe G, de Meaux J. Natural variation in stomata size contributes to the local adaptation of water-use efficiency in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Ecol.* 2018; 27 (20): 4052-4065. doi:10.1111/mec.14838.
 10. Wu Z, Rave P, eds. Flora of China, Volume 8. Brassicaceae through Saxifragaceae. Chicago: Missouri Botanical Garden Press; 2011.
 11. Hetherington AM, Woodward FI. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature.* 2003; 424 (6951): 901-908. doi:10.1038/nature01843.
 12. Lawson T, Blatt MR. Stomatal Size, Speed, and Responsiveness Impact on Photosynthesis and Water Use Efficiency. *PLANT Physiol.* 2014; 164 (4): 1556-1570. doi:10.1104/pp.114.237107.
 13. Lawson T., von Caemmerer S., Baroli I. Photosynthesis and Stomatal Behaviour. In: Lüttge U., Beyschlag W., Büdel B., Francis D. (eds) *Progress in Botany (Genetics - Physiology - Systematics - Ecology)*, vol 72. Berlin, Heidelberg: Springer; 2010: 265-304. doi:10.1007/978-3-642-13145-5_11.
 14. Voleniková M, Tichá I. Insertion Profiles in Stomatal Density and Sizes in *Nicotiana Tabacum* L. Plantlets. *Biol Plant.* 2001; 44 (2): 161-165. doi:10.1023/A:1017982619635.
 15. <https://meteopost.com/weather/archive/>

MORPHOMETRIC CHARACTERISTICS OF STOMATA OF PLANTS PHILADELPHUS L. GENUS IN CONNECTION WITH THEIR DROUGHT RESISTANCE

Yu. Krugliak

The results of the study of the size and density of stomata of plants of such species of the Philadelphus L. genus from the collection of arboretum M. M. Gryshko National Botanical Garden of the NAS of Ukraine: Ph. brachybotrys Koehne, Ph. × floribundus, Ph. incanus Koehne, Ph. magdalenae Koehne, Ph. satsumanus Miq., Ph. schrenkii Rupr. et Maxim., Ph. tenuifolius Rupr. et Maxim. is presented in this article. Plants of the Philadelphus genus are not native for Ukraine. An important indicator of the adaptation of alien plants to new environmental conditions is their ability to withstand arid periods of the year. One of the methods that helps to determine the potential drought tolerance of plants is studying of the size of stomata and their number per unit area of the leaf surface. Xerophytic plants have more stomata per unit area of the leaf blade and their size is smaller. The aim of the work was to determine the indices of stomata of plants of the Philadelphus genus and to estimate drought tolerance of plants depending on the size of the stomata and their density. The condition of the respiratory apparatus was determined by making of epidermal imprints. The stomata was seen under a Primo Star light microscope with an increase of × 40. To capture the actual material a Canon PowerShot A640 digital camera equipped with a microscope was used. Measurements of length and width of stomata were did on a computer using the license program Axio Vision Release 4.7. According to morphometric characteristics of the stomata the most resistant to drought are Ph. brachybotrys and Ph. schrenkii because they have the smallest sizes of their stomata ($18,4 \pm 0,34 \times 8,26 \pm 0,16$ mkm and $18,64 \pm 0,28 \times 8,1 \pm 0,15$ mkm accordingly) and more amount of stomata in mm² ($151,72 \pm 9,22$ and $130,98 \pm 7,54$ accordingly). Potentially the least sustainability in arid period of the year have plants of Ph. incanus and Ph. × floribundus. The sizes of their stomata are one of the largest and the density – one of the smallest.

Keywords: *Philadelphus L., stomata, introduction, alien plants, drought resistance.*

Отримано редколегією 04.07.2018