



РІД *REBUTIA* (САСТАСЕАЕ): ЗМІНА АНАТОМО- МОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК В ПРЕГЕНЕРАТИВНИЙ ПЕРІОД

ГАЛИНА В. КАЛАШНИК¹ ТА МАРИНА М. ГАЙДАРЖИ²

Анотація. Проаналізовано анатомо-морфологічні особливості 3-, 6- та 12-місячних рослин двох видів – *Rebutia flavistyla* та *R. minuscula*. Встановлено, що у процесі росту та розвитку від 3-місячного до однорічного віку характерне зростання кількості клітин епідерми на одиницю площі та потовщення їх зовнішніх стінок. В цей час з'являється гіподерма, збільшуються розміри клітин корової та палисадної паренхіми, зростає відношення діаметру серцевини до товщини корової паренхіми, з'являються слизисті клітини та збільшується їх кількість, зростає кількість провідних пучків та ксилемних елементів у них. Відмічено сповільнення ділення клітин епідерми та паренхіми, а також посилення процесів їх росту й розтягування у 6-місячному віці. При цьому також спостерігаються певні відмінності анатомічної будови у різних видів, які можуть мати таксономічне значення.

Ключові слова: *Rebutia*, Сactaceae, анатомічні дослідження, розвиток рослин

¹ Київський національний університет імені Тараса Шевченка, ННЦ «Інститут біології», кафедра ботаніки, просп. Академіка Глушкова, 2, м. Київ, 03022, Україна; gal4enok28@ukr.net

² Київський національний університет імені Тараса Шевченка, ННЦ «Інститут біології», НДЛ «Інтродукованого та природного фіторизноманіття», вул. С. Петлюри, 1, м. Київ, 01032, Україна

Вступ

Рід *Rebutia* K. Schum. належить до підродини Sactoideae Eaton, родини Сactaceae Juss. Представники цього роду є одними з найбільш поширених в колекціях Ботанічних садів та аматорів рослин родини Сactaceae. Це невеликий рід, однак його систематика викликає багато суперечок впродовж усієї історії вивчення, які не вирішені і в наш час (MİNALTE *et al.* 2011). Зокрема, BUINING & DONALD (1963, 1965) за морфологічними особливостями квітки розділили рід *Rebutia* на два підроди: *Rebutia* та *Aylostera* Speg., однак KRAINZ (1967) відкинув такий поділ. VASKEBERG (1968-1977) на основі ряду характеристик розрізняв три роди: *Aylostera*, *Mediolobivia* Backbg. та *Rebutia*. У ряді пізніших праць (BARTHLOTT & HUNT 1993; HUNT 1999; ANDERSON 2001; HUNT *et al.* 2006) види з родів *Rebutia*, *Mediolobivia* та *Aylostera* знову були об'єднані в один рід *Rebutia*. Крім цього RITZ *et al.* (2007) запропонували об'єднати під назвою *Rebutia* також роди *Sulcorebutia* Backbg. та *Weingartia*

Werderm. (MİNALTE *et al.* 2011). Таким чином, якщо раніше в межах роду *Rebutia* розрізняли 41 вид (ANDERSON 2001), то зараз The Plant List включає 253 видові назви, з яких лише 24 визнано, а решта вважаються синонімами.

В природних умовах представники роду *Rebutia* зустрічаються в північно-західних регіонах Аргентини та південних провінціях Болівії на схід від Анд (FEARN & PEARCY 1981). Території зростання рослин різних видів відрізняються своїми кліматичними умовами. Так, вони зустрічаються як в дуже засушливих і напівзасушливих регіонах, так і в вологих лісах Юнги та на берегах водойм, хоча в останніх випадках вони ростуть на бідних кам'яних ґрунтах. У зв'язку з неконтрольованим збором та розширенням сільськогосподарської діяльності 29 видів даного роду включені до The IUCN Red List of Threatened Species.

Характерно, що більшість праць присвячених вивченню цього роду стосуються морфології рослин, філогенії, молекулярно-генетичного аналізу, а також впливу умов середовища (GOLA 1997;

MINALTE *et al.* 2011). При цьому досить мало уваги приділяється вивченню анатомії даних рослин, в тому числі анатомічним змінам в процесі росту та розвитку. Хоча такі дані допомогли б в уточненні класифікації роду *Rebutia* (MURUAGA & GUANTAY 2012), визначенні особливостей пристосувань цих рослин до умов середовища тощо. Тому нашу роботу було присвячено вивченню анатомічної будови стебла рослин роду *Rebutia* на ранніх етапах онтогенезу.

Матеріали і методи досліджень

Дослідження проводили на 3-, 6- та 12-місячних рослинах двох видів – *Rebutia flavistyla* F. Ritter та *R. minuscula* K. Sch., вирощених в умовах оранжереї Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна з насіння власної репродукції. Для дослідження відбирали по 5 екземплярів з кожного виду. Рослини фіксували в 70% етиловому спирті. Поперечні зрізи робили від руки із середньої частини стебла. Мікропрепарати виготовляли за загальноприйнятими методиками та фарбували сафраніном, J₂-KJ або метиленовим синім (ПАУШЕВА 1988). Тимчасові препарати зрізів вивчали за допомогою світлового мікроскопа XSP-146TP. Мікрофотографії робили за допомогою цифрової фотокамери Canon PowerShot A630. Вимірювання здійснювали за допомогою програми ImageJ. Статистичну обробку результатів виконували за допомогою пакету програм Statistica 8.0 (StatSoft, USA). Класифікацію продихового індексу та товщини зовнішньої стінки епідерми здійснювали за ВАСИЛЬЕВ (1988), типів продихів – за МЕТСАЛФЕ & СНАК (1979).

Результати та їх обговорення

Rebutia flavistyla. Розміри цих рослин за період від 3 до 12 місяців збільшуються наступним чином: висота стебла – від 7,3±0,3 мм до 17,7±0,8 мм; діаметр стебла при основі – від 2,1±0,1 мм до 8,3±0,4 мм; ширина найширшої частини стебла – від 5±0,2 мм до 19,5±0,8 мм.

Епідерма одношарова, її товщина за період від 3 до 12 місяців значно зменшується, від 27,5±0,8 мкм до 25±0,5 мкм, а товщина зовнішньої стінки епідермальних клітин – значно збільшується, від 1,8±0,1 мкм до 3,3±0,1 мкм. Кількість клітин епідерми на одиницю площі за цей час значно зростає, однак при цьому в 6-місячному віці значно менша кількість клітин, ніж у 3-місячному. Відповідно, найбільші розміри клітин у рослин 6-місячного віку, а найменша – у 12-місячних рослин (Табл. 1). Продихи паралелоцитного типу. Їх кількість з віком лінійно зростає, продиховий індекс також зростає, однак найвищий цей показник у 6-місячних рослин. В річних рослин з'являється шар гіподерми з потовщеними стінками.

Палісадна паренхіма в 3-місячних рослин відсутня, в 6-місячних – виражена не скрізь, представлена не більше як 3-4 рядами клітин, а в 12-місячних – добре виражена, з 4-6 рядів клітин. Товщина водоносної корової паренхіми зростає від 1860±104 мкм у 3-місячних рослин, до 3960±88 мкм у 12-місячних. Діаметр серцевинної паренхіми збільшується від 933±30 мкм до 4050±157 мкм. При цьому розміри клітин паренхіми на поперечному перерізі стебла змінюються досить нерівномірно, так найбільші значення цього показника, як для кори, так і для серцевини, спостерігаються у 6-місячних рослин. При цьому у 12-місячних рослин розміри клітин паренхіми більші за такі у 3-місячних, що вказує на загальну тенденцію до збільшення цих параметрів з віком (Табл. 1). Характерно, що розміри клітин корової паренхіми значно більші за розміри клітин серцевинної паренхіми у всіх вікових груп. В 6-місячних рослин в коровій паренхімі зрідка трапляються слизові клітини. У 12-місячному віці їх кількість значно зростає, особливо в коровій паренхімі.

Рослинам *R. flavistyla* властиві колатеральні провідні пучки, кількість яких в центральному циліндрі за досліджуваній період збільшується від 6-10 до 16-19 шт. В 3-місячних рослин вони слабо розвинені, а кількість провідних елементів у пучку

Табл. 1. Кількісна характеристика анатомічних показників рослин роду *Rebutia*.Табл. 1. Quantitative anatomical characteristic of the *Rebutia* plants.

Вік	К-ть клітин епідерми на мм ²	Площа основних клітин епідерми, мкм ²	Кількість проміхів на мм ²	Продиховий індекс	Площа клітин корової паренхіми, мкм ²	Площа клітин палісадної паренхіми, мкм ²	Площа клітин паренхіми серцевини, мкм ²
<i>Rebutia flavistyla</i>							
3 міс.	83,3±3,2	14096±527	2,5±0,9	2,9	39013±1725	-	9536±749
6 міс.	50,6±1,4***	18949±682***	6,1±1,0*	10,7	59909±2256***	47772±5060	37986±2412***
12 міс.	128,8±6,5***	12265±442*	10±1,1***	7,2	40293±1783	32931±1436	14838±658***
<i>Rebutia minuscula</i>							
3 міс.	276,5±28,1	6999±318	9,4±0,9	3,9	13106±510	15537±770	2714±144,5
6 міс.	152,3±5,6***	7499±268	13,6±1,1	8,1	32444±1535***	36156±2012***	23213±1321***
12 міс.	164,8±16,9*	8046±212*	12,9±1,2*	7,2	27935±9973***	31095±1301***	36524±1159***

* – $p < 0,05$; *** – $p < 0,001$ – достовірна відмінність відносно 3-місячних рослин.

* – $p < 0,05$; *** – $p < 0,001$ – significant difference in relation to 3-month plants.

коливається від 1 до 4 шт. В 6-місячних екземплярів спостерігається 6-11 провідних елементів на пучок, а в 12-місячних рослин кількість провідних елементів значно зростає і сягає 65-80 елементів у пучку. Крім цього в 12-місячних рослин з'являються слабо розвинені корові провідні пучки.

***Rebutia minuscula*.** За період з 3-х до 12-місячного віку висота стебла досліджуваних представників цих рослин збільшується з 7,7±0,3 мм до 21±0,8 мм; ширина стебла при основі – від 2,1±0,1 мм до 7,1±0,3 мм; діаметр найширшої частини стебла – від 5,9±0,2 мм до 20,2±0,4 мм.

Епідерма одношарова, її товщина за період росту від 3 до 6 місяців значно зменшується, від 27,2±0,6 мкм до 25,5±0,4 мкм, а пізніше цей показник майже не змінюється. Товщина зовнішньої стінки епідермальних клітин зростає від 2,2±0,1 мкм у 3-місячних рослин до 2,7±0,1 мкм у 12-місячних. Кількість клітин епідерми на одиницю площі в 3-місячних рослин значно більша за таку у 6- та 12-місячних. При цьому, з 6- до 12-місячного віку цей показник підвищується незначно (Табл. 1). Продихи паралелоцитного типу. Їх кількість

та продиховий індекс найменші у 3-місячних рослин, а у інших вікових груп ці показники значно вищі, однак відрізняються незначно (Табл. 1). Гіподерма одношарова з відносно тонкостінних клітин.

Палісадна паренхіма в 3-місячному віці фрагментарно виражена, завтовшки до 3-4 клітин, а в 12-місячних рослин – добре розвинута і складена з 5-6 рядів клітин. Товщина корової паренхіми за цей час зростає від 1240±46 мкм до 3500±289 мкм, діаметр серцевини – від 1280±46 мкм до 5550±222 мкм. При цьому розміри клітин паренхіми на поперечному перерізі стебла з віком значно збільшуються (Табл. 1). Для клітин серцевинної паренхіми цей процес носить досить лінійний характер, а для корової та палісадної паренхіми – спорадичний. Зокрема, для 6-місячних рослин характерні значно більші показники цих параметрів, ніж для інших вікових груп. Крім цього, відмічено, що у 3- та 6-місячних рослин клітини корової паренхіми більші за клітини серцевинної паренхіми, однак до 12-місячного віку розміри останніх значно зростає та перевищує розміри клітин корової паренхіми. В паренхімі 12-місячних рослин присутні слизові клітини.

Провідні пучки колатеральні. Їх кількість в центральному циліндрі за цей період збільшується від 9-10 до 17-20 шт. При цьому кількість елементів ксилеми в них коливається від 3-11 шт. у 3-місячних рослин до 68-75 шт. у 12-місячних. Крім цього, у 12-місячних рослин з'являються слабо розвинуті корові провідні пучки.

Таким чином, якщо у 3-місячних рослин досліджуваних видів адаптація до аридних умов існування базується в першу чергу на посиленому розвитку водозапасної тканини, а покривні тканини досить слабо розвинені, то роль останніх з віком зростає. Зокрема, з'являється гіподермальна тканина, потовщується зовнішня стінка епідермальних клітин, хоча товщина епідерми загалом знижується. Характерне також зростання ролі серцевинної паренхіми в процесах водозапасання. Крім цього, як додаткове пристосування до аридних умов існування з віком значно зростає кількість слизових клітин. Якщо в серцевині вони зустрічаються досить рідко, то для кори, в тому числі й для палісадної паренхіми, характерна велика їх кількість, хоча у більшості представників підродини Cactoideae вони зазвичай розміщені у внутрішній корі та серцевині (TERRAZAS SALGADO & MAUSETH 2002).

Для представників обох видів характерне сповільнення ділення клітин епідерми та паренхіми та посилення процесів їх росту й розтягнення у 6-місячному віці. Це може бути спричинене сезонною ритмікою росту рослин. Однак, незважаючи на це, загалом з віком збільшується кількість клітин епідерми на одиницю площі, та, відповідно, зменшуються їх розміри, водночас зростають розміри клітин корової та серцевинної паренхіми. Крім цього, зростає кількість продохів та продохивий індекс, останній з дуже низького стає низьким. Зростає також кількість провідних пучків та ксилемних елементів у них. Особливо швидкий розвиток провідної системи у рослин обох видів характерний для періоду від 6 до 12 місяців. В цей час,

у зв'язку зі збільшенням діаметру стебла, з'являються корові провідні пучки, однак вони ще дуже слабо розвинуті.

Деякі з проаналізованих ознак можуть мати систематичне значення на видовому рівні. Так, при майже однаковій товщині епідерми, для представників *R. flavistyla* характерна тонка (ВАСИЛЬЄВ 1988) зовнішня стінка у 3-місячному віці, помірної товщини – в 6-місячному, і товста – в 12-місячному. Тоді як у досліджених екземплярів *R. minuscula* у всіх вікових груп вона помірної товщини. Крім цього, у рослин *R. flavistyla* товщина корової паренхіми в 3-місячному віці значно більша за діаметр серцевини, а в 12-місячному ці показники майже однакові, тоді як у 3-місячних екземплярів *R. minuscula* вони майже однакові, а з віком діаметр серцевини значно перевищує товщину корової паренхіми.

Висновки

Отже, для рослин *R. flavistyla* та *R. minuscula* у процесі росту та розвитку від 3-місячного до однорічного віку характерне зростання кількості клітин епідерми на одиницю площі та потовщення їх зовнішніх стінок. В цей час з'являється гіподерма, збільшуються розміри клітин корової та серцевинної паренхіми на поперечному перерізі стебла, зростає відношення діаметру серцевини до товщини корової паренхіми, з'являються слизові клітини та збільшується їх кількість, зростає кількість провідних пучків та ксилемних елементів у них. При цьому спостерігаються певні відмінності анатомічної будови у різних видів, які можуть мати таксономічне значення. Таким чином, з віком, в процесі адаптації досліджуваних рослин до умов існування, посилюється роль покривних тканин, зростає водозапасаюча роль серцевинної паренхіми, в коровій паренхімі збільшується кількість слизових клітин, які виконують роль додаткового регулятора водного балансу рослини.

Використані джерела

- ВАСИЛЬЕВ Б.Р. 1988.** Строение листа древесных растений различных климатических зон. Издательство Ленинградского университета, Ленинград.
[Vasiliev B.R. 1988. Structure of the leaf of woody plants of different climatic zones. Leningrad University Press, Leningrad. (In Russian)]
- ПАУШЕВА З. П. 1988.** Практикум по цитологии растений. Агропромиздат, Москва.
[Pausheva Z.P. 1988. Practicum on plant cytology. Agropromizdat, Moscow]
- ANDERSON E.F. 2001.** The cactus family. Timber Ed., Portland, OR.
- ВАСКЕБЕРГ С. 1968-1977.** Das Kaktenlexicon. Veb Gustav Fischer Verlag, Jena.
- BARTHLOTT W., HUNT D. 1993.** Cactaceae. In: KUBITZKI K., ROHWER J.G., BITTRICH V. (eds), The families and genera of vascular plants. Vol. 2: 161–197. Springer Verlag, Berlin, Germany.
- BUINING A.F.H., DONALD J.D. 1963.** Die Gattung *Rebutia* K. Schumann. *Sukkulantenkunde* 7/8: 96–107.
- BUINING A.F.H., DONALD J.D. 1965.** The revision of the genus *Rebutia* K. Schum. *Cact. Succ. J. Gr. Brit.* 27: 36–41.
- FEARN B., PEARCY L. 1981.** The genus *Rebutia*. Higham Press Ltd., Shirland, Derby, Great Britain.
- GOLA E. 1997.** Phyllotactic spectra in cacti: *Mammillaria* species and some genera from *Rebutia* group. *Acta Soc. Bot. Pol.* 66 (3-4): 237–257.
- HUNT D. 1999.** CITES. Cactaceae checklist. Kew Royal Botanic Gardens, Kew. UK.
- HUNT D., TAYLOR N., CHARLES G. 2006.** The cactus lexicon. DH Books, Milborne Port, UK.
- KRAINZ H. 1967.** Die Kakteen: eine Gesamtdarstellung der eingeführten Arten nebst Anzucht und Pflege-Anweisungen. Francksche Verlagshandlung, Stuttgart.
- METCALFE C.R., CHALK L. 1979.** Anatomy of the dicotyledons. Clarendon Press, Oxford.
- MIHALTE L., SESTRAS R.E., FESZT G. 2011.** Morphological characterization and phylogenetic distance among several genotypes of *Rebutia*, *Aylosteria*, *Mediolobivia* and *Sulcorebutia* (Cactaceae). *Afr. J. Biotechnol.* 61: 13051–13057.
- MURUAGA N.B., GUANTAY M.E. 2012.** Aspectos epidérmicos en especies de *Rebutia* (Cactaceae: Cactoideae) de la Argentina. *Lilloa* 49 (1): 52–58.
- RITZ C.M., MARTINS L., MECKLENBURG R., GOREMYKIN V., HELLWIG F.H. 2007.** The molecular phylogeny of *Rebutia* (Cactaceae) and its allies demonstrates the influence of paleogeography on the evolution of South American mountain cacti. *Am. J. Bot.* 94 (8): 1321–1332.
- TERRAZAS SALGADO T., MAUSETH J.D. 2002.** Shoot anatomy and morphology. In: NOBEL P.S. (ed.), *Cacti: Biology and uses*: 23–34. Berkeley, Los Angeles, London, University of California Press.

THE GENUS *REBUTIA* (CACTACEAE): CHANGE OF THE ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS DURING THE PREGENERATIVE PERIODGALINA V. KALASHNYK¹ & MARINA M. GAJDARZHY²

Abstract. Anatomical and morphological features of 3-, 6- and 12-month *Rebutia flavistyla* and *R. minuscula* plants were analyzed. Increasing of the epidermal cells number per unit area and the thickening of their external walls are typical for the growth and development processes from 3- to 12-month ages. At this time hypodermis has emerged, sizes of the cortex and pith parenchyma cells have increased, the pith diameter-cortex thickness ratio have increased, the mucilage cells have emerged and their number increased, besides number of the vascular bundles and xylem elements in each bundle have growth.. The slowing of the epidermal and parenchyma cells division and the intensification of their growth and stretching in 6-month age were noted. The differences in the anatomical structure of different species, that may have taxonomic significance, were observed.

Key words: *Rebutia*, Cactaceae, anatomical studies, plant development

¹ Taras Shevchenko National University of Kyiv, ESC "Institute of Biology", Department of botany, Acad. Glushkov ave. 2, 03022 Kyiv, Ukraine; gal4enok28@ukr.net

² Taras Shevchenko National University of Kyiv, ESC "Institute of Biology", scientific laboratory "Introduced and natural phytodiversity", S. Petyuryi str. 1, 01032 Kyiv, Ukraine