



## АНАТОМІЧНА БУДОВА СТЕБЛА ТА ПОСУХОСТІЙКІСТЬ *AYLOSTERA FLAVISTYLA*, *MAMMILLARIA BOCASANA* ТА *ECHINOCACTUS GRUSONII*

НАТАЛІЯ В. НУЖИНА \* та КАТЕРИНА М. БАГЛАЙ \*\*

**Анотація.** Досліджено анатомічну будову стебла *Aylostera flavistyla*, *Mammillaria bocasana* та *Echinocactus grusonii*. Виявлено відмінні напрямки пристосування цих рослин до умов з дефіцитом води. Найбільш посухостійкими виявилися рослини виду *E. grusonii*, найменш посухостійкими – рослини виду *M. bocasana*.

**Ключові слова:** *Aylostera flavistyla*, *Mammillaria bocasana*, *Echinocactus grusonii*, анатомія стебла, посухостійкість

ННЦ «Інститут біології» Київського національного університету імені Тараса Шевченка, вул. Симона Петлюри, 1, м. Київ, 01032, Україна; \* nuzhynan@gmail.com, \*\* fomin-sad@yandex.ru

### Вступ

Загально відомо, що сукуленти (зокрема родини Састасеае) відносяться до посухостійких та спековитривалих рослин, які витримують підвищення температури до +60 °С. У процесі еволюції формувались та закріплювались різні механізми адаптації, за рахунок яких ці рослини ставали більш стійкими до негативних умов середовища (NOBEL 2002). Однак, з одного боку, ступінь посухо- та спекостійкості у різних родів та видів різняться, з іншого боку, рослини підродини Састоїдеае на початкових етапах онтогенезу особливо чутливі до аридних умов існування (ROSAS *et al.* 2012). Незначну кількість робіт присвячено анатомічній будові проростків кактусів та її змінам під дією факторів навколишнього середовища (SMITH *et al.* 1984; AYALA-CORDERO *et al.* 2006; SECORUN & DE SOUZA 2011).

Метою дослідження було виявити зв'язок анатомічної будови представників родини Састасеае з їх посухостійкістю.

### Матеріали і методи досліджень

Об'єктами дослідження були види родини Састасеае з колекції Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна: *Aylostera flavistyla* F. Ritt., *Mammillaria bocasana* Pos., *Echinocactus*

*grusonii* Hildm. Два останніх види занесені до Червоного списку МСОП, що ще раз підкреслює необхідність вивчення їх посухостійкості.

*M. bocasana* – невеликі кущики до 10 см заввишки з кулястими пагонами. З віком рослини утворюють більш-менш щільні дернини. Пагін густо вкритий витягнутими сосочками, які є розвиненими примордіями. Ареоли поділені майже навпіл. Одна, що є власне ареолою, розміщена на верхівці сосочка, де містяться численні щетинисті, м'які бічні колючки й жорсткіші, гачкуваті – центральні. Друга частина ареоли, аксила, розміщена в пазусі сосочка, де утворюються квітки й бічні пагони. Аксили слабо опушені (ANDERSON 2001).

*E. grusonii* – це поодинокі кулясті рослини, які у природних умовах досягають до 1 м у діаметрі. Стебла з прямими глибокими численними ребрами, на яких в опушених ареолах розміщені прямі, міцні, жовтуваті колючки 3-7 см завдовжки (ANDERSON 2001).

*A. flavistyla* – приплюснuto-кулясті кущики з великою кількістю пагонів, 4-5 см у діаметрі. Ребер 15-27, поділених на невеликі бугорки. Ареоли продовгасті, жовті, проте з віком вони стають білими. Центральна колючка одна, пряма. Радіальні колючки численні (15-22), жовті, з віком – білі, маленькі, 0,5-1 см завдовжки (ANDERSON 2001).

Для анатомічних досліджень брали медіальні частини стебел однорічних рослин, які вирощували в захищеному ґрунті. Зразки фіксували за методикою Чемберлена (ПАУШЕВА 1988). Заливали в желатин за стандартною методикою (РОМЕЙС 1954) та за допомогою заморожуючого мікротому виготовляли поперечні зрізи товщиною 15-20 мкм. Зрізи фарбували сафраніном (забарвлює лігніфіковані структури), суданом (забарвлює ліпіди), I<sub>2</sub>-KI (забарвлює крохмаль). Також проводили мацерацію стебел з метою вивчення структур епідерми. При описі епідерми листової пластинки використовували методики ЗАРІНКАМАР (2007) та ЗАХАРЕВИЧА (1954). Мікроскопічні виміри проводили за допомогою окуляр-мікрометра на мікроскопі XSP-146TR та програми Image J.

Оцінку посухостійкості проводили за методикою ЖАНГА И ТОХТАРЬ (2011).

$$OT = (b - a) / (b - a) \times 100, \text{ де}$$

OT – оводненість тканин, %;

a – маса порожнього б'юкса, г;

b – маса б'юкса з сирію наважкою, г;

v – маса б'юкса з сухою наважкою, г.

$$VD = (M2 - M1) / (M2 - M3) \times 100, \text{ де}$$

VD – водний дефіцит, %;

M1 – маса стебел до 24-годинного насичення, г;

M2 – маса стебел після 24-годинного насичення, г;

M3 – маса сухої наважки, г.

$$VV = (M1 - M2) / M3 \times 100, \text{ де}$$

VV – втрата води, %;

M1 – маса стебел до в'янення, г;

M2 – маса стебел через 2, 4, або 6 годин в'янення, г;

M3 – маса сухої наважки, г.

Статистичну обробку даних проводили у програмі Statistica 6, достовірність результатів визначали за *t*-критерієм Стьюдента. Фотографії зроблені цифровою камерою Canon Power Shot A630.

## Результати та їх обговорення

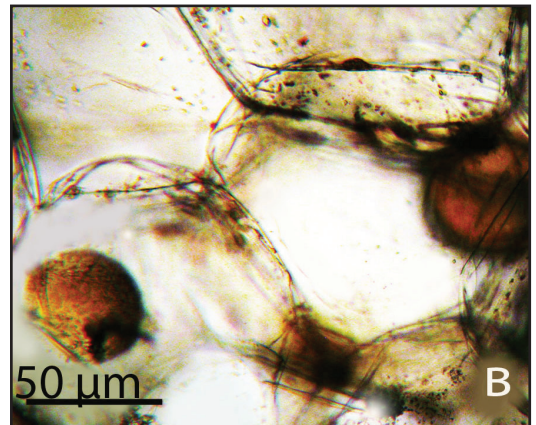
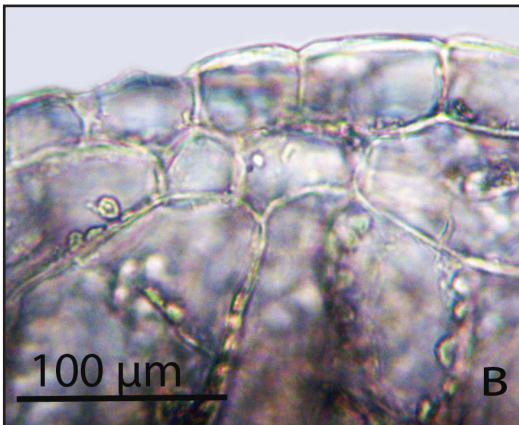
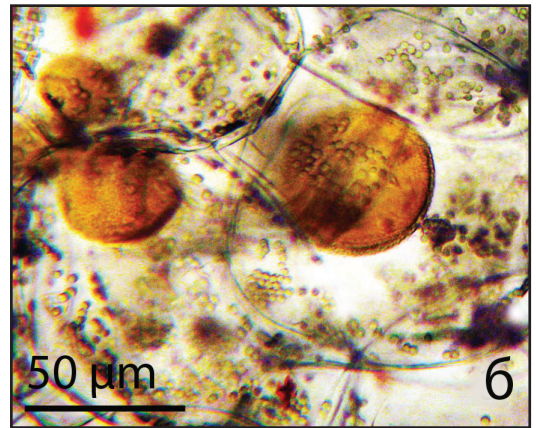
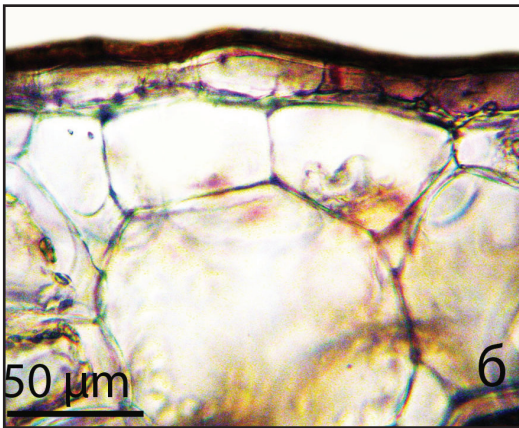
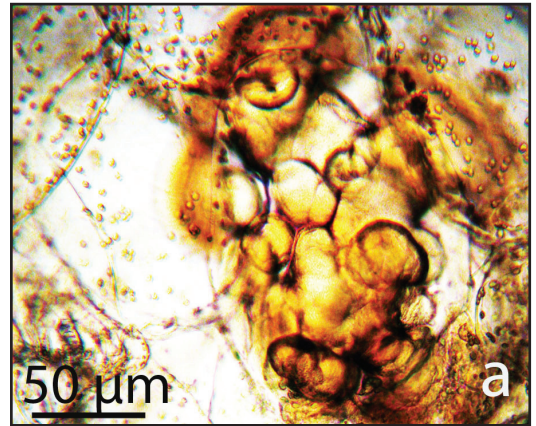
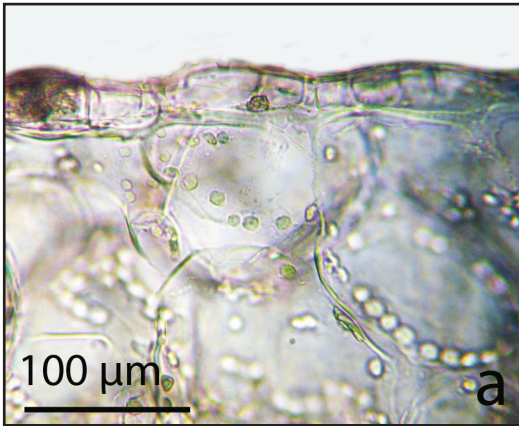
Досліджені види мають подібну анатомічну будову стебла: одношарову епідерму, клітини якої мають крупно-хвилясті обриси та витягнуту проекцію; паразитний тип продихового апарату; продихи не заглиблені. Під епідермою нерівномірно представлена гіподерма з дещо дрібніших клітин за паренхімі. Добре розвинена водоносна тканина. Провідні пучки (до 16 штук) добре розвинені за рахунок ксилеми, флоема представлена 2-3 рядами клітин.

Найбільш відрізняються види за вмістом запасних речовин. Зовнішня стінка епідерми стебла *A. flavistyla* має дещо потовщену кутикулу (Рис. 1 а). Хлоренхіма чітко не відмежована, представлена клітинами округлої форми з великим вмістом води. В коровій паренхімі багато ефіро-олійних включень та слизових клітин, трапляються конгломерати сферичних включень ймовірно ліпідної природи (Рис. 2 а, б). Біля провідних пучків та під епідермою спостерігаються поодинокі скупчення кристалів і зрідка друз оксалату кальцію (Рис. 3 а).

В *E. grusonii* найкраще з поміж розглянутих видів розвинута епідерма та кутикула (Рис. 1 б; Табл. 1). Хлоренхіма в більшій мірі представлена в сосочках 4-5 рядами клітин прямокутної та овальної форми. Невелика кількість ліпідних включень розміщена вздовж провідної системи (Рис. 2 в). В сосочках, біля провідних пучків та серцевинній паренхімі знаходиться багато великих друз оксалату кальцію (Рис. 3 б). Кристали в друзах розміщені переважно радіально.

Зовнішня та внутрішня периклінальні стінки епідермальних клітин стебла *M. bocasana* потовщені (Рис. 1 в). Овальні клітини хлоренхіми зустрічаються лише в сосочках, де також вздовж елементів провідної системи розміщені призматичні кристали та дрібні друзи оксалату кальцію (Рис. 3 в). У паренхімі кори та серцевини багато крохмалю, а в сосочках крохмалю немає.

Водоносна тканина досліджених видів найкраще розвинена у *A. flavistyla*, площа клітин корової паренхіми становить



**Рис. 1.** Поперечний переріз епідерми стебла: **а** – *Aylostera flavistyla*; **б** – *Echinocactus grusonii*; **в** – *Mammillaria bocasana*.

**Fig. 1.** Cross-sections through the stem epidermis of: **a** – *Aylostera flavistyla*; **б** – *Echinocactus grusonii*; **в** – *Mammillaria bocasana*.

**Рис. 2.** Включення ліпідної природи в стеблі: **а, б** – *Aylostera flavistyla*; **в** – *Echinocactus grusonii*.

**Fig. 2.** The lipid inclusions in the stem of: **a, б** – *Aylostera flavistyla*; **в** – *Echinocactus grusonii*.

**Табл. 1.** Морфометричні характеристики епідерми деяких видів родини Сactaceae.**Tab. 1.** Morphometric characteristics of epidermis of some species from Cactaceae family.

Вид	Товщина епідерми, мкм	Товщина зовн. кліт. стінки, мкм	Площа клітин епідерми, мкм <sup>2</sup>	Довжина продихів, мкм	Товщина продихів, мкм	Кількість продихів, шт./мм <sup>2</sup>
<i>A. flavistyla</i>	41,3±3,1	4,8±1	7915±1876	45±1,5	29,1±1,4	7,64±2,1
<i>E. grusonii</i>	46,8±8,3	8,5±0,9*	3466±1429*	35,11±2,1*	26,5±4,7	10,75±2,5
<i>M. bocasana</i>	29,6±6,9*^	5,6±1,4*^	7972±1535^	34,1±2,6*	27,48±2,6	13,33±3,4*^

\* – P < 0,05 відносно *A. flavistyla*; ^ – P < 0,05 відносно *E. grusonii*

\* – P < 0,05 respectively to *A. flavistyla*; ^ – P < 0,05 respectively to *E. grusonii*

**Табл. 2.** Характеристика посухостійкості деяких видів родини Сactaceae.**Tab. 2.** Characteristics of the drought resistance of some species from Cactaceae family.

Вид	Середня втрата води за 1 год. в'янення, %	Оводненість стебел, %	Водний дефіцит, %
<i>A. flavistyla</i>	28,09±5,24	96,37±0,40	14,91±2,06
<i>E. grusonii</i>	19,61±6,45*	96,52±0,01	12,81±1,01
<i>M. bocasana</i>	44,59±1,62*^	96,61±0,10	21,61±5,31*^

\* – P < 0,05 відносно *A. flavistyla*; ^ – P < 0,05 відносно *E. grusonii*

\* – P < 0,05 respectively to *A. flavistyla*; ^ – P < 0,05 respectively to *E. grusonii*

219812 ± 54406 мкм<sup>2</sup>, а площа клітин серцевинної паренхіми – 225895 ± 70533 мкм<sup>2</sup>. Площа клітин корової паренхіми у *M. bocasana* більша ніж в серцевині, і становить 133276 ± 31726 мкм<sup>2</sup> та 24026±6097 мкм<sup>2</sup> відповідно. *E. grusonii* має найдрібніші водоносні клітини (31970 ± 17779 мкм<sup>2</sup> у корі та 16204 ± 9634 мкм<sup>2</sup> у серцевині). Роль запасання води в розглянутих видів виконує переважно коро́ва паренхіма, хоча клітини у корі та серцевині *A. flavistyla* й не відрізняються за розмірами, проте відсоток серцевини значно менший порівняно з відсотком кори в стеблі.

Кутикула непроникна для води і газів, тому захищає стебло від зайвого випаровування. Найкраще вона розвинена у *E. grusonii* поряд з найтовшою епідермою (Табл. 1). Дрібні клітини епідерми також сприяють зниженню випаровування поверхнею стебла. *A. flavistyla* водночас з досить товстою епідермою має тоншу, порівняно з *M. bocasana*, її зовнішню оболонку, що надає подібної стійкості цим двом видам за даними показниками.

Найбільша кількість продихів характерна для *M. bocasana* (Табл. 1). Разом з цим,

закономірно, що при збільшенні кількості продихів зменшуються їх розміри. Так найбільші розміри продихів у *A. flavistyla*. Зокрема від кількості продихів на одиницю площі залежить інтенсивність транспірації, а отже і посухостійкість. Як правило посуху супроводжує висока температура, тому велика кількість продихів дає можливість зменшувати температуру поверхні листка за рахунок випаровування з одного боку, однак з іншого боку, при цьому відбувається зниження посухостійкості.

Результати вивчення видів родини Сactaceae вказують на значну оводненість їх стебел, що є характерним для сукулентних рослин в цілому (Табл. 2). За даним показником досліджені види подібні. Водний дефіцит характеризує міру недонасиченості водою рослинних клітин. Найбільше значення даного показника у *M. bocasana*, що корелює з порівняно незначною кількістю включень оксалатів. За даним показником рослини *A. flavistyla* та *E. grusonii* є більш посухостійкими.

Як відомо, накопичення кристалів кальцію та зерен крохмалю, дозволяє регулювати

внутрішньоклітинну рН, що захищає цитоплазму від руйнування і є адаптивною відповіддю на втрату води (AYALA-CORDERO *et al.* 2006). Інші дослідники вказують, що накопичення оксалату кальцію в тканині поруч з продирами та в ксилемі, сприяє закриттю продирих протягом дня і відповідно зниження транспірації (RUIZ & MANSFIELD 1994; МОНЖЕ & ВАРАН 2002). Більша кількість оксалатів у нормі, на нашу думку, є задатком більш вищої посухостійкості для *A. flavistyla* та *E. grusonii*.

Водоутримуюча здатність застовується як основний показник стійкості рослин до тривалої посухи. Вона характеризується швидкістю віддачі води ізольованих вегетативних органів. У нашому дослідженні найбільша втрата води за 1 годину спостерігалась у *M. bocasana*, що пов'язано зокрема з найбільшою кількістю продирих, а отже з підвищенням витрат води на транспірацію в умовах підвищення температури. Оскільки рослини даного виду мають набагато більше довгих сосочків, то відповідно і площа поверхні буде значно більшою для випаровування, порівняно з іншими двома видами. Більш ніж вдвічі менша водовіддача була у *E. grusonii*. Таким чином, за такими показниками як втрата води за 1 годину в'янення та водний дефіцит, найменш посухостійкими виявились рослини *M. bocasana*, а найбільш посухостійкими – рослини *E. grusonii*.

Отримані результати показали різноспрямований напрямок адаптації різних видів до умов з недостатньою кількістю води. На нашу думку саме найтовстіша епідерма та кутикула, дрібноклітинність епідерми, а також найбільша кількість включень оксалату кальцію у *E. grusonii* є основними факторами підвищення посухостійкості.

Збільшення ступеня посухостійкості у *A. flavistyla* пов'язане з такими ознаками, як: а) розвинена, порівняно з двома іншими видами, водоносна паренхіма; б) велика кількість включень, які допомагають утримувати воду в клітинах; в) мінімальна кількість продирих.

В той час як *M. bocasana* має відносно низьку посухостійкість за рахунок тонкої

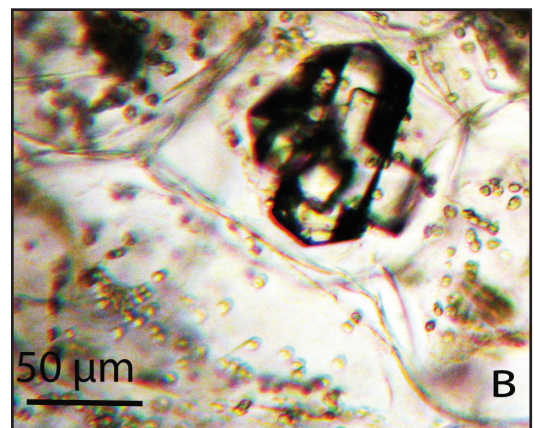
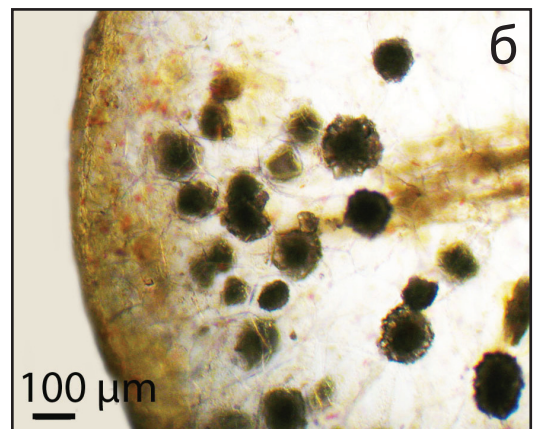
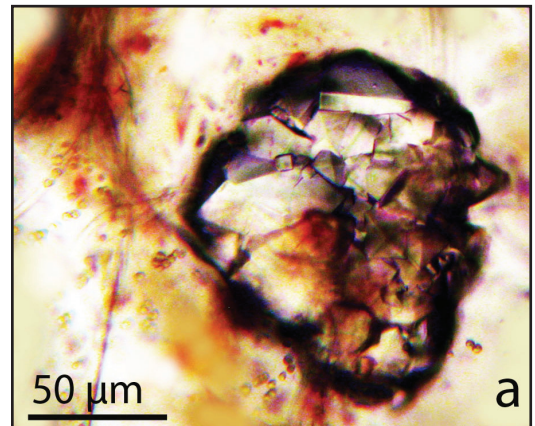


Рис. 3. Включення оксалату кальцію в стеблі: а – *Aylostera flavistyla*; б – *Echinocactus grusonii*; в – *Mammillaria bocasana*.

Fig. 3. The calcium oxalate inclusions in the stem of: а – *Aylostera flavistyla*; б – *Echinocactus grusonii*; в – *Mammillaria bocasana*.

епідерми, великої кількості продихів, крупноклітинної епідерми і малої кількості включень. Адаптаційним до посушливих умов напрямком для *M. bocasana*, на відміну від двох інших видів, є наявність численних довгих (до 1 см у річних рослин) щетинок, окрім бічних та центральної колючок. Густе опушення знижує турбулентність повітря біля поверхні рослини, а отже і інтенсивність транспірації через продихи. Збільшення кількості продихів при збільшенні опушення є суперечливим еволюційним проявом.

### Висновки

Таким чином, можна стверджувати, що існують відмінні напрямки пристосування рослин до аридних умов, які характеризуються дефіцитом вологи. Найбільш посухостійкими виявилися рослини виду *E. grusonii*, найменш посухостійкими – рослини виду *M. bocasana*.

### Використані джерела

- ЖАНГ Д.Х., ТОХТАРЬ В.К. 2011.** Исследование засухоустойчивости перспективных видов *Momordica charantia* L. и *M. balsamina* L. (Cucurbitaceae). Научные ведомости. Серия Естественные науки 9 (15): 43–47.
- [Zhang D.H., Tohtar' V.K. 2011. Research on drought tolerance of perspective species *Momordica charantia* L. and *M. balsamina* L. (Cucurbitaceae). *Sci. News. Ser. Nat. Sci.* 9 (15): 43–47. (In Russian)]
- ЗАХАРЕВИЧ С.Ф. 1954.** К методике описания листа. *Вестник Ленинград. Ун-та* 4: 65–75.

- [Zaharevich S.F. 1954. Toward the method of leaf description. *Proc. Leningrad Univer.* 4: 65–75. (In Russian)]
- ПАУШЕВА З.П. 1988.** Практикум по цитологии растений. Агропромиздат, Москва.
- [Pausheva Z.P. 1988. Practicum on plant cytology. Агропромиздат, Moscow. (In Russian)]
- РОМЕЙС Б. 1954.** Микроскопическая техника. Изд-во иностранной литературы, Москва.
- [Romeys B. 1954. Microscopic technics. Publ. of foreign literature, Moscow. (In Russian)]
- ANDERSON E.F. 2001.** The cactus family. Timber Press, Portland, Oregon.
- AYALA-CORDERO G., TERRAZAS T., LOPEZ-MATA L., TREJO C. 2006.** Morpho-anatomical changes and photosynthetic metabolism of *Stenocereus beneckei* seedlings under soil water deficit. *J. Exp. Bot.* 57: 3165–3174.
- МОНЬЕ П.В., БАРАН Е.И. 2002.** Characterization of calcium oxalates generated as biominerals in cacti. *Plant Physiology* 128: 707–713.
- NOBEL P.S. (ed.) 2002.** Cacti: Biology and uses. University of California Press.
- ROSAS U., ZHOU R.W., CASTILLO G., COLLAZO-ORTEGA M. 2012.** Developmental reaction norms for water stressed seedlings of succulent cacti. *PLoS ONE* 7 (3): e33936. doi: 10.1371/journal.pone.0033936.
- RUIZ L.P., MANSFIELD T.A. 1994.** A postulated role for calcium oxalate in the regulation of calcium ions in the vicinity of stomatal guard cells. *New Phytologist* 127: 473–476.
- SECORUN A.C., DE SOUZA L.A. 2011.** Morphology and anatomy of *Rhipsalis cereuscula*, *Rhipsalis floccose* subsp. *hohenauensis* and *Lepismium cruciforme* (Cactaceae) seedlings. *Rev. Mex. Biodivers.* 82: 131–143.
- SMITH S.D., DIDDEN-ZOPFY B., NOBEL P.S. 1984.** High-temperature responses of North American cacti. *Ecology* 65: 643–651.
- ZARINKAMAR F. 2007.** Stomatal observations in Dicotyledons. *Pak. J. Biol. Sci.* 10 (2): 199–219.

### ANATOMICAL STRUCTURE OF THE STEM AND DROUGHT RESISTANCE OF AYLOSTERA FLAVISTYLA, MAMMILLARIA BOCASANA AND ECHINOCACTUS GRUSONII

NATALIYA NUZHYNIA \* & KATERYNA BAGLAY \*\*

**Abstract.** The anatomy of *Aylostera flavistyla*, *Mammillaria bocasana* and *Echinocactus grusonii* stems was studied. Different trends of plants' adaptation to condition of water deficit were identified. It was shown that the most drought-resistant plant is *E. grusonii*, and the less drought-tolerant is *M. bocasana*.

**Key words:** *Aylostera flavistyla*, *Mammillaria bocasana*, *Echinocactus grusonii*, anatomy of the stem, drought resistance

Educational and Scientific Centre "Institute of Biology" of Taras Shevchenko National University of Kyiv; Symon Petlura str. 1, 01032 Kyiv, Ukraine; \* nuzhynan@gmail.com, \*\* fomin-sad@yandex.ru