

ОГЛЯДИ

УДК 549.514.5:581.45:58.032

ПРОЯВ ФЕНОТИПОВОЇ ПЛАСТИЧНОСТІ ПСАМОФІТІВ ЗА ДІЇ СТРЕСОРІВ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

© 2021 р. О. М. Недуха

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного
Національної академії наук України
(Київ, Україна)*

В огляді представлені дані літератури щодо фенотипової пластичності у псамофітів, включаючи зміни морфології, анатомії та структури надземних органів, які допомагають рослинам адаптуватися і нормально функціонувати в умовах росту на піщаних ґрунтах за стресових впливів навколишнього середовища. Фенотипова пластичність псамофітів активізується при сильному сонячному опроміненні, засоленні, дії сольового туману, високої температури ґрунту та повітря, піскоструминної нестабільності піщаного ґрунту та морського чи річкового бризу. Увага зосереджена на результатах дослідження наступних ознак псамофітів: розмірах листових пластинок та клітин, формуванні водозапасаючої паренхіми, підвищенні соковитості листків, скручуванні листків, щільності продохів та їх заглибленості в епідерміс, потовщенні кутикули та відкладанні різноманітних кристалічних або аморфних включень. Показана роль водопоглинаючих порових каналів в епідермісі вегетативних надземних органів у підтриманні оптимального водного балансу тканин. Особлива увага приділена показникам, які задіяні у запуску захисних структурних механізмів від перегріву листків, а також надмірної кутикулярної та продохової транспірації. Представлені результати фізіологічної відповіді псамофітів на зміни навколишнього середовища, зокрема, щодо активації окиснювально-відновних процесів та антиоксидантної системи у листових пластинках псамофітів за стресових умов. Ці дані вказують на перспективи подальших досліджень структурно-функціональної пластичності псамофітів та розвитку досліджень генетичної пластичності цих рослин з метою їх збереження в умовах кліматичних змін та підвищення антропогенного тиску.

Ключові слова: *анатомічна структура, листки, псамофіти, стрес, адаптація, посуха, засолення*

DOI: <https://doi.org/10.35550/vbio2021.03.006>

Рослини, що зростають на піщаних ґрунтах в степових та пустельних зонах, а також на морському, річковому чи озерному піщаному побережжі належать до псамофітів. Відомо, що рослинність прибережних піщаних дюн піддається постійно повторним стресам навколишнього середовища, що безпосередньо впливає на виживання та розповсюдження цих видів. Найбільш важливими екологічними стресорами є посуха, засолення, у тому числі, сольовий туман, сонячна радіація, висока інтенсивність освітлення, низька доступність поживних ре-

човин, висока температура ґрунту та повітря, піскоструминна нестабільність ґрунту та морський чи річковий бриз, і лише зрідка берегове затоплення (Rozema et al., 1985; Hesp, 1991; Maun, 1997; Grigore, Toma, 2007). Такі зміни навколишнього середовища сильно впливають на структуру вегетативних органів рослин (Rozema et al., 1985; Hesp, 1991; Maun, 1997; Le Bagousse-Pinguet et al., 2013; Ruocco et al., 2014). Відзначені вище умови тісно взаємодіють як зовнішні модулятори адаптації листя, оскільки специфічні закономірності в морфології листків безпосередньо регулюються первинними стресовими сигналами, які запускають відповідний механізм структурної та функціональної адаптації, що є важливим для забезпечення виживання рослин, особливо у стресових місцях проживання (Catoni, Gratani, 2013).

Адреса для кореспонденції: Недуха Олена Макарівна, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська 2, Київ, 01601, Україна;
e-mail: o.nedukha@hotmail.com

ПРОЯВ ФЕНОТИПОВОЇ ПЛАСТИЧНОСТІ ПСАМОФІТІВ

Рослини, які зростають на піщаних дюнах, виробили адаптаційні механізми для протистояння несприятливим умовам оточуючого середовища. Псамофіти розвивають різні механізми та певні особливості, що забезпечують не тільки нормальний стан життєдіяльності, але й функціонування в стресових умовах. Ці механізми відображаються в морфо-анатомічних змінах вегетативних органів рослин (Grigore, Toma, 2007; Nameed et al., 2009; Ashraf, Haggis, 2013; Футорна та ін., 2017). Морфологічні та анатомічні ознаки, що допомагають пристосуватися псамофітам до умов середовища, проявляються у зменшенні розмірів листкових пластинок, формуванні водозапасаючої паренхіми, зміні розміру провідної системи листків, скручуванні листкових пластинок, зміні щільності продихів та їх заглибленості в епідерміс, посиленні опушення, потовщенні кутикули та синтезі різних включень у клітинах та міжклітинниках (Mass, Nieman, 1978; Liu et al., 1987; Yan et al., 2002; Grigore, Toma, 2007; Nameed et al., 2009; Abd Elhalim et al., 2016). Розглянемо ці ознаки.

Розмір листків, водна паренхіма, порові канали та провідна система

Розміри листків. В комплекс анатомічних ознак, які можуть бути діагностичними ознаками для псамофітних видів, включені малі розміри листків та їх клітин, а також посилення розвитку провідної системи та механічних елементів листків і стебел (Grigore, Toma, 2007; Abd Elhalim et al., 2016; Futorna et al., 2017). Невеликі розміри листкових пластинок характерні для багатьох псамофітів. Цей феномен описаний для листків *Zygophyllum album* та *Nitraria retusa* (Abd Elhalim et al., 2016), *Tragopogon borysthenticus* та *T. orientalis* (Futorna et al., 2017), *Helichrysum arenarium* та *H. corymbiforme* (Futorna, 2001). Механізми такого феномену у псамофітів не досліджені. Проте, на мезофітах і геліофітах встановлено, що розміри клітин та органів опосередковані швидкістю поділу та розтягування клітин, а також залежать від плоідності виду. Встановлено, що октоплоїдні, гексаплоїдні та декаплоїдні рослини геліофіту очерету відрізняються як за морфологічними, так і генетичними особливостями (Pausa-Comanescu et al., 1999). Показано, що чим менша плоідність, тим менший розмір клітин (Hansen et al., 2007). Ряд авторів вважає, що морфологічні зміни є незалежними від умов місцевості, і зумовлені лише відмінностями числа хромосом (Björk, 1967; Clevering, Lissner, 1999; Rolletschek et al., 1999). Дослідники описують морфологічні відмінності як між різними популяціями геліофіту *Phragmites australis*, так і між різними клонами в межах однієї й тієї ж популяції, незалежно від умов місцевості. Цьому

виду властивий досить широкий діапазон плоідності, проте найчастіше трапляються тетраплоїди та октоплоїди (Clevering, Lissner, 1999). Пагони октоплоїдів, як правило, довші і листки також більші, ніж такі у тетраплоїдів (Hanganu et al., 1999; Pausa-Comanescu et al., 1999). Зазвичай, проявом поліплоїдії є збільшення розміру клітин, однак інколи результатом поліплоїдії може бути і зменшення частоти поділів клітин під час розвитку (Stebbins, 1971).

Малі розміри клітин та листків у псамофітів можуть бути опосередковані не тільки плоідністю виду, але й змінами тривалості клітинного циклу. Так, за умов навіть незначної ґрунтової посухи (-2,2 МПа) в клітинах *Zea mays* спостерігали інгібування S-фази клітинного циклу (Setter, Flannigan, 2001), тоді як за умов тривалого водного дефіциту відносна швидкість поділу клітин листків *Helianthus annuus* зменшувалася на 39% за рахунок блокування проходження клітинного циклу в фазах G0 та G1 (Granier, Tardie, 1999). Вважають, що інгібування поділу клітин у рослинних тканинах є наслідком пригнічення синтезу певних циклінів, які задіяні у регуляції фаз клітинного циклу та інгібуванні експресії відповідних генів (Peter, Herskowitz, 1994). Враховуючі вищезазначені дослідження на листках і клітинах мезофітів про зв'язок розмірів органів, швидкості поділу та росту клітин розтягуванням, можна припустити, що невеликі розміри листків псамофітів опосередковані взаємозв'язком між поділом та швидкістю росту клітин і органів, а також плоідністю виду (Green, 1976; Silk, Erickson, 1979; Fiorani et al., 2000).

Водозапасаюча паренхіма та водні канали. Недавні дослідження анатомічної структури вегетативних органів *Zygophyllum album* та *Nitraria retusa*, що зростали на піщано-засолених ґрунтах узбережжя Айн-ель-Сохна (Червоного моря) та у затоці Суїз (120 км на схід від Каїру), виявили певні ознаки, притаманні як псамофітам, так і галофітам, зокрема, наявність водозапасаючої паренхіми у скручених листках, що поєднувалося з підвищеною соковитістю листків (Abd Elhalim et al., 2016). У листках *Zygophyllum album* виявлена 5-7-шарова водна паренхіма в центрі пластинки, яка розміщувалася за периферичним мезофілом. Клітини водної паренхіми характеризувалися тонкими стінками. Водна паренхіма характерна не тільки для листків псамофітів, але й численних сукулентних та галофітних видів (Grigore, Toma, 2007). Тобто ця ознака не є специфічною для псамофітів. Як правило, водна

паренхіма утворена великими клітинами з відносно тонкими стінками та каналами серед них. Сукулентність спричиняє ефект розрідження накопичених солей та токсичних іонів, тим самим дозволяючи рослині впоратися з великою кількістю солі (Waisel, 1972). Водозберігаюча паренхіма описана і в листових пластинках *Otanthus maritimus* та *Calystegia soldanella*, що зростає на піщаних дюнах (Італія) (Daniela et al., 2009). Ця тканина незалежно від виду псамофіту побудована з великих клітин, які мали велику вакуолю з водянистим або слизовим вмістом, що, як вважають дослідники, збільшує здатність клітин поглинати й утримувати воду (Esau 1965).

Порові канали клітин епідермісу. Відомо, що надземні органи пустельних рослин можуть поглинати воду поверхнею листків, перехоплювати опади і поглинати туман, росу та конденсат, тобто використовувати атмосферу, насичену водою (Lange et al., 1986; De Santo et al., 1976). Для цього рослини використовують трихоми, спеціалізовані залози (Grammatikopoulos, Manetas, 1994; Fahn, 1986), а також формують гідрофільну поверхню в спеціалізованих епідермальних клітинах, в яких гідрофільний шлях для полярних та іонних розчинників складається із «водних полярних пор», що, як допускають, утворюються в результаті адсорбції води на менш гідрофобних складових кутикули епідермальних клітин (Chamel et al., 1991; Schonherr, 2000). Недавно було показано, що листки *Reaumuria soongorica*, суперксерофітної пустельної рослини, характеризуються наявністю в епідермісі водопоглинаючих клітин, які закриваються лусочками. Такі лусочки вдень прикривають водопоглинаючі клітини, а вночі, піднімаючись над поверхнею, відкривають водопоглинаючі порові канали, які сформовані із 4-7 тонкостінних клітин епідермісу (Wang et al., 2016). Вдень, коли вологість повітря дуже низька, клапани водопоглинаючої структури лусочок стискаються, стаючи майже закритими, залишаючи невеликий центральний отвір, утворюючи таким чином більш-менш непроникну кришку. Вночі, коли вологість повітря підвищується, базальні клітини піднімають верхні клітини кришки, після чого клітини порових каналів починають поглинати атмосферну воду; одночасно ці клітини набрякають, поступово розширюючись і утворюючи великий центральний отвір, що дозволяє воді текти капілярами кутикули. За відносної вологості 75-95% із періодом змочування 3 год клапан повністю відкривається, центральний отвір розширюється, утворюючи полігональну структуру, а

вміст води у листках збільшується з 47,8% до 54,2%. Аналіз хімічних елементів за допомогою скануючого електронного мікроскопа виявив більше хлориду, сульфату та калію у клапанах водопоглинаючих лусочок, ніж у звичайному епідермісі листків. Подібний хімічний склад може полегшити поглинання води з повітря водопоглинаючими лусочками (Wang et al., 2016).

Провідна система. Псамофіти як і ксерогалофіти, додатково характеризуються високо-розвиненою лігніфікованою судинною системою (Pegonea et al., 2015; Abd Elhalim et al., 2016). За даними дослідників (Cristina et al., 2008) поперечний розмір та кількість провідних пучків збільшується у видів, що зростають на більш посушливих ґрунтах біля моря порівняно з такими ж видами, що ростуть у нормальних зволжених місцях. Це було показано на листках *Corynephorus canescens*, де у суходільних листків виявлено 11 провідних пучків, у звичайних – сім, причому діаметр центрального провідного пучка у суходільних рослин був у 1,5 раза ширшим. Збільшення кількості судин ксилеми в листках та стеблі *Tragopogon borysthenicus* виявлено у рослин, що зростає у південніших областях України (Херсонська обл., Голопристанський район, Чорноморський Державний біосферний заповідник, піщані тераси р. Дніпра, Україна) у порівнянні з кількістю судин у тих же органах *T. borysthenicus*, що зростає північніше – на піщаних терасах р. Десна (Чернігівська область, Україна) (Футорна та ін., 2017). За даними італійських дослідників (Pegonea et al., 2015), які вивчали анатомо-морфологічні показники листків 11 популяцій *Pancreatum maritimum* (морського нарцису) (Amaryllidaceae) із середземноморських прибережних піщаних дюн на Мальті, Сицилії, острові Крит, Корсиці та інших місць зростання, мікроморфологія поверхні, анатомія листових пластинок та судинного малюнка листків досліджуваних псамофітів характеризувалася специфічними видовими ознаками.

Видова ознака псамофіту *Pancreatum maritimum* – це ізопалісадна структура листка, та колатеральна структура провідного пучка із радіальними рядами прото- та метаксилеми, а також формування зовнішнього шару паренхіми. Наявність саме цих ознак не змінювалася у різних популяціях досліджуваного виду. Дослідниками також встановлені і популяційні відмінності фенотипових ознак, які змінювалися залежно від місця зростання: контур та жилкування листків, товщина листових пластинок, щільність продихів та їх розміри на обох пове-

ПРОЯВ ФЕНОТИПОВОЇ ПЛАСТИЧНОСТІ ПСАМОФІТІВ

рхнях листків; розміри епідермальних клітин листків. Форма листка змінювалася від плоскої до згорнутої. Кількість судин та розміри міжреберних смуг (між судинами) варіювали залежно від популяції: кількість судин змінювалася від 13 до 27, а розміри смуг – від 171,7 до 960,4 мкм. Виявлено, що найбільші воскові структури на периклінальних стінках епідермісу листків нарцисів спостерігалися в популяціях, що зростали на Лампіоне на кам'янистому вапняковому ґрунті, який підсилював відбиття світла та тепла, в результаті місцевість характеризувалася типовою посухою (Perronea et al., 2015). Отримані дані вказують на те, що модифікації архітектури листків є важливими анатомічними та фізіологічними стратегіями, які допомагають *P. maritimum* зменшити витрати води

Незважаючи на відомості про зв'язок структурних змін з кліматичними чинниками, такими як середня максимальна температура, середньорічна температура та річна кількість опадів, різні комбінації цих адаптивних ознак листків насправді мали місце у досліджуваних популяціях *Pancreatium maritimum*. Кожна з них представляла ефективну функціональну стратегію, що формувалася у відповідь на певні мікрокліматичні та екологічні місцеві умови. Водночас іншими дослідниками встановлено, що місцеві екологічні зміни навколишнього середовища мають різний вплив на морфологію виду, що може бути пояснено епігенетичною регуляцією експресії генів (De Felice et al., 2013).

Скручування листків. Скручування та/або складання листків – це ознака багатьох псамофітів, що проявляється незалежно від місця їхнього зростання (Ripley, Redmann, 1976; Redmann, 1985; Blunt, 2006; Perronea et al., 2015). Скручування листків численних псамофітних трав зумовлене спеціалізованою будовою тканин листкових пластинок і наявністю пухирцевих (буліфорних) клітин в епідермісі листків. Зміна форми листка від плоскої до згорнутої допомагає рослині знижувати витрати води при підвищенні температури середовища. Скручування листків сильно впливає на водний та енергетичний баланси, провідність водяної пари та вуглекислого газу. Редман (Redmann, 1985) досліджував взаємозв'язок між ступенем скручування листової пластинки та розміром продихів і ширини листків у видів *Festuca saximontana*, *F. scabrella*, *Oryzopsis hymenoides* та *Stipa richardsonii*, листки яких постійно складаються або згортаються, та у рослин, листки яких мали пласку листову пластинку і не згорталися – *Calamagrostis canadensis*, *Bromus pum-*

pellianus, *Cinna latifolia*, *Elymus virginicus* та *Catabrosa aquatica*, зібраних із середовищ із різним рівнем водопостачання. Дослідник робить висновки, що пласкі листки характерні для трав, що зростають у вологих місцях, тоді як скручені листки – на посушливих землях. Скручування листків відбувається лише у вузьких листках, при скручуванні зберігається оптимальний теплообмін та оптимальна щільність водяного пару в тканинах листка (Ripley, Redmann, 1976).

Типове скручування листків можна спостерігати у псамофіту *Corynephorus canescens*. Незважаючи на високу температуру ґрунту (35-45°C) ця рослина функціонує нормально завдяки зниженню транспірації у скручених листках (Marshall, 1967; Blunt, 2006). Провідність абаксіальної поверхні скрученого листка вважається дещо вищою, ніж для плаского листка, через менший розмір пластинки та тонший приепідермальний шар у скрученого листка. Ряд досліджень показує, що часткове скручення насправді може бути механізмом підтримання транспірації, а не її зменшення, коли потреби в випаровуванні досить високі. Наприклад, Стокер (Stocker, 1972) ще в ранній роботі описав траву дюни *Aristida pungens* із скрученим листям «найвищої досконалості», яка підтримує позитивний фотосинтез і низьку транспірацію навіть в екстремальні періоди. Це означає, що провідність листка може бути вищою, ніж для еквівалентного розгорнутого листа. Із даних, викладених у роботі Віліса та Джефері (Willis, Jefferies, 1963), видно, що при водному стресі транспірація у листках *Ammophila arenaria* зберігається навіть незважаючи на їх «закручування». Дослідники (O'Toole, Cruz, 1980) припускають, що у скручених листків провідність верхньої абаксіальної поверхні значно вища, ніж провідність на абаксіальному боці. Скручування може бути механізмом зменшення цієї чутливості, що дозволяє підвищити провідність продихів в умовах високої транспірації. Як повідомляють Рішновська та Квет (Rychnovska, Kvet, 1963) це може призвести до зниження вмісту води в тканинах згорнутого листка. Але за умов збільшення зневоднення все одно відбувається повне закриття продихів і зниження провідності.

Заглибленість продихів. У псамофітів для зниження транспірації продихи часто розміщуються у глибині епідермісу. Встановлено, що у псамофіту *Euphorbia paralias*, що зростає на піщаних дюнах (Італія), локалізація продихів в заглибинах епідермісу може розглядатися як

приспосовування для уникнення втрат води при транспірації, особливо в системах піщаних дюн, що характеризуються посухою (Daniela et al., 2009). Злегка впалі, занурені в епідерміс продиhi є типовою ознакою псамофіту *Pancremium maritimum*, що зростає на узбережжі Середземного моря на багатьох островах, включаючи побережжя острова Крит, Лампїоне, Таволари та Мальти, де зафіксовано екстремальні значення річної температури (Pergonea et al., 2015). Отримані результати вказують на те, що модифікації архітектури листя, зокрема заглиблення продиhiв в епідерміс, є важливими анатомічними та фізіологічними стратегіями, які допомагають псамофітам зменшити витрати води через листя та підвищити ефективність її використання (Pergonea et al., 2015).

Роль епідермальних структур. Трихоми листків

Опушення листків, наявність трихом та підвищена щільність кутикули – це типові ознаки листових пластинок псамофітних рослин, що зростають на прибережних дюнах (Hesp, 1991). У псамофітів виявляються два типи трихом: залозисті та незалозисті. Так, дослідження видів, специфічних для піщаних дюн (узбережжя Marina di Vecchiano, Італія), а саме *Calystegia soldanella*, *Euphorbia paralias* та *Otanthus maritimus*, показало, що листки *C. soldanella* та *E. paralias* мали пласку форму, а листки *O. maritimus* – згорнуту. Поверхня досліджуваних листків трьох видів вкрита щільним шаром залозистих багатоклітинних трихом, які розміщувалися як по всій поверхні, так і по краях листків. У листках *O. maritimus* крім трихом виявлені гідатоиди, які також розташовувалися уздовж країв листка, вони склалися з двох охоронних клітин та великої підпродихової камери, яка контактувала з епітемом (невеликою масою тонкостінних клітин, розташованих між епідермісом і пучком трахеїд) (Daniela et al., 2009). Залозисті трихоми виявлені в листках та стеблах псамофіту *Silene thymifolia*, що зростає на території Румунії (Jianu et al., 2021), у листках *Tragopogon borysthenticus* та *T. orientalis*, що зростали у Чорноморському заповіднику (Україна) та піщаних терасах р. Десна (Чернігівська обл., України) (Футорна та ін., 2017). Встановлено, що залозисті трихоми псамофітів виділяють ефірні олії в навколишнє середовище (Romeo et al., 2007).

Роль включень у клітинах псамофітів

Структурно-функціональне дослідження вегетативних органів псамофітів показало наявність в клітинах листків, особливо в епідермі-

сі, різних кристалічних або ж аморфних включень, що містять кальцій, кремній, зернисті включення різної природи, або ж наявність інулїну та латексу, що виходять із секреторних клітин (Fahn, 1967; Daniela et al., 2009).

Вивчаючи та порівнюючи основні анатомічні та поверхневі ознаки листків 54 специфічних та субспецифічних таксонів, що належать до 14 родів *Boraginaceae* родини *Boraginaceae*, за допомогою світлової та скануючої електронної мікроскопії, а також методом мікроаналізу, дослідники виявили у трихомах листків псамофітних видів *Anchusa crista*, *A. cespitosa* та *Nonea macrosperma* наявність мінералізованих кремнеземних структур в основі трихом, що формували бугорки, а також наявність іонів кальцію та калію (Selvi, Bagazza, 2001). Група дослідників (HuaCong Ci et al., 2010), вивчаючи відкладення кальцієвих структур у листках псамофітів, зокрема у *Hedysarum scoparium*, *Psammochloa villosa* (на рухливих дюнах), *Caragana korshinskii*, *Caragana korshinskii*, *C. intermedia*, *Peganum harmelia*, *Artemisia frigida* (на фіксованих нерухливих дюнах), *Salsola spp.* та *Calligonum mongolicum* (на напіврухливих дюнах) виявили наявність призматично-подібних кристалічних включень кальцію, тоді як у листках *Salsola spp.* та *Calligonum mongolicum* – включення у вигляді друз. У видів *Caragana korshinskii*, *C. korshinskii*, *C. intermedia*, *Salsola spp.* та *Calligonum mongolicum* – вміст кальцієвих кристалів займав 10% площі досліджуваних тканин. Ці дослідники встановили, що кальцієві включення у псамофітів характеризуються різними хімічними властивостями: одні містять водорозчинний кальцій, інші – оцторозчинний кальцій та/або солянокислий розчинний кальцій. Вміст таких кальцієвих включень у псамофітів досить високий і становить від 7 до 10 г/кг листків, і за вмістом складових кальцієві кристали псамофітів відрізняються від таких у рослин, що зростали на луках. Рослини луків містили більше водорозчинного кальцію, тоді як псамофіти містили більше форм кальцію, що розчиняються у хлоридній кислоті. Це означає, що рослини, які чутливі до посухи, містять більше іонів кальцію, тоді як рослини, стійкі до посухи, містять більше оксалату кальцію. Таким чином, рослинні компоненти кальцієвих включень перебувають у тісному зв'язку з посухостійкістю рослин та мають важливе значення у фізіології рослин пустелі (HuaCong Ci et al., 2010). Наявність кальцієвих друз виявлена в листках та стеблах і псамофіту *Silene thymifolia*, що зростає у природному заповіднику Румунії (Jianu et al., 2021).

ПРОЯВ ФЕНОТИПОВОЇ ПЛАСТИЧНОСТІ ПСАМОФІТІВ

Відомо, що кристали оксалату кальцію, як правило, утворюються в міжклітинному просторі та ідіобластах. Такі кристали притягують молекули води, вміст якої опосередкований інтенсивністю транспірації, тим самим зменшуючи вихід води з клітин (Dong et al., 2000). Таким чином, вищий рівень відкладень кальцію у псамофітах відіграє позитивну роль у посухостійкості. У рослин осадження кристалів кальцію в ідіобластах є формою біомінералізації. Цей процес включає специфічні біохімічні та клітинні механізми (Taylor et al., 1993; Kostman, Franceschi, 2000), і потребує участі ферментів (Li et al., 2003). Отже, на кількість кристалів в листках впливають фактори навколишнього середовища (Lersten, Horner, 2008). Кристалічний Са, однак, є основним резервуаром Са²⁺ і може регулювати рівень вільного незв'язаного кальцію. Коли рівень Са²⁺ у клітині високий, то Са²⁺ поєднується з метаболітом щавлевої кислоти, що утворюється в процесах, викликаних стресом, і тоді випадає у вигляді кристалоїду оксалату Са, для знешкодження дії щавлевої кислоти на рослину. Навпаки, оксалат Са розкладається і вивільняє Са²⁺ для забезпечення росту рослин (Volk et al., 2002; Mazon, 2004). Таким чином, накопичення Са-оксалату в пустельних рослинах є їхньою пристосованістю до середовища існування в пустелі.

Крім кристалічних структур листки псамофітів можуть синтезувати та накопичувати й інші речовини, зокрема інулін та латекс (Esau, 1965; Setzer et al., 2004). Так, у листках псамофітів *Otanthus maritimus*, *Calystegia soldanella* та *Euphorbia paralias*, що зростали на піщаних дюнах (Італія), в клітинах паренхіми під епідермісом виявлена наявність щільних зернистоподібних структур інуліну (Romeo et al., 2007; Daniela et al., 2009). Латекс – це рідина із підвищеною в'язкістю, часто молочна або навіть біла, яка містить терпени, віск, смоли, білки, ефірні олії, слиз, солі, органічні кислоти, цукри, дубильні речовини, алкалоїди, тощо (Fahn, 1967), що синтезуються в спеціалізованих структурах – молочниках. Найбільш загальноприйняте тлумачення ролі молочників (laticifers) полягає в тому, що вони утворюють секреторну систему рослини. Оскільки латекс легко вбирає воду з сусідніх тканин, вважається, що він бере участь у регулюванні водного балансу в рослині (Esau, 1965). Крім латексу, псамофіти можуть виділяти і леткі компоненти. Леткі компоненти надземних частин псамофіту *Otanthus maritimus* були проаналізовані та ідентифіковані (Romeo et al., 2007). Було встановлено наявність у клітинах триєну сантоліну, камфори та

артемізилацетату, які відповідають за добре відому антимикробну активність (Setzer et al., 2004) та токсичні для комах (Tsoukatou et al., 2000; Setzer et al., 2004; Christodouloupoulou et al., 2005).

Наявність молочників у стеблах та листках псамофітів, зокрема у *Tragopogon borysthenticus*, що зростав в Чорноморському заповіднику (Україна) та *T. ucrainicus* – у м. Київ (лівий берег р. Дніпро, Україна), виявлені Футорною із співавторами (2017). Дослідниками виділено комплекс анатомічних ознак, які відрізняють види та можуть слугувати як додаткові діагностичні: *T. borysthenticus* характеризувався найбільш ксероморфною структурою, а *T. orienthalis* – найменш ксероморфною.

Фізіологічні ознаки адаптації

Адаптація псамофітів до суворих кліматичних умов відбувається не тільки на рівні морфолого-анатомічної структури, але й на рівні зміни метаболічних процесів. Так, встановлено, що ґрунтова посуха спричиняє інгібування фотосинтезу та окиснювального стресу. Цей процес супроводжується збільшенням утворення активних форм кисню (Asada, 1999). Адаптивною реакцією на дію таких стресорів є, зокрема, активація антиоксидантної системи та синтезу стресових білків (БТШ 70 та 90), які забезпечують гомеостаз і захищають білки та структури клітин від пошкоджень (Колупаєв, 2001; Косаківська, 2003, 2008; Козеко, 2010, 2018; Колупаєв, Карпец, 2010; Белявская и др., 2018; Колупаєв и др., 2019). Для захисту від окиснювального стресу рослини посилюють активність різних антиоксидантних ферментів, таких як супероксиддисмутаза (СОД), каталаза та пероксидаза (Asada, 2006; Gong et al., 2006; Колупаєв и др., 2019). Крім цього, клітини для полегшення клітинної гіперосмотичності та іонної незбалансованості у період посухи накопичують низькомолекулярні речовини – осмоліти, такі як вільний пролін та розчинні білки (Handa et al., 1986; Parida et al., 2007; Echevarria-Zomeno et al., 2009).

Дослідники, які вивчали роль антиоксидантної системи у стійкості псамофітів *Corispermum macrocarpum*, *Setaria viridis*, *Digitaria ciliaris* та *Agriophyllum squarrosum* за умов переміщення піску при сильних вітрах (Хоргін, Північний Китай) (Luo et al., 2011; Qu et al., 2012), встановили значне підвищення активності СОД, пероксидази та каталази, а також вмісту осмотично активних речовин (цукри, розчинні білки та пролін). Відомо, що пролін може модулювати активність СОД і каталази (Parida

et al., 2008; Taschler et al., 2004). Показано, що вміст проліну у видів *Agriophyllum squarrosum* та *Setaria viridis* різко збільшувався зі збільшенням дії піщаних вітрів і засипання проростків псамофітів піском (Qu et al., 2012). Авторами також встановлено, що захисна реакція залежить і від виду псамофітів. А саме, модуляція активності ферментів відрізнялася у різних видів псамофітів. Активність пероксидази змінювалася в усіх досліджуваних видів псамофітів за дії стресу, тоді як активність СОД і каталази підвищувалася у *A. squarrosum* та *S. viridis*, *C. macrocarpum* та *S. viridis*. Безумовно, вказані фізіологічні механізми мають обмежену здатність захищати рослини від впливу вітру і засипання піском (Qu et al., 2012).

Пізніше також було підтверджено (Chen Juanli et al., 2019), що фізіологічна адаптація псамофітів до рівня річних осадів так само є видоспецифічною. Ці дослідники порівнювали фізіолого-біохімічні відповіді двох псамофітів *Tribulus terrestris* та *Bassia dasyphylla*, що зростали на піщаних горах Китаю, і встановили, що вид *Tribulus terrestris* є більш стійким до посухи. У цих видів вміст осмолітів, активність пероксидази й СОД збільшувалися у кілька разів. Водночас не виключено, що різна стійкість до абіотичного стресу у двох досліджуваних псамофітів могла бути пов'язана із різним віком дослідних зразків. Недавній аналіз взаємозв'язку фази росту та розвитку листків та їх реакцією на деякі види стресу показав, що фактична стійкість вегетативного органа рослини визначається складною інтеграцією вікових факторів та шляхів реакції на стрес (Rankenberg et al., 2021).

Генетичні дослідження показали, що стійкість та фізіолого-біохімічні відповіді дикорослих псамофітів, зокрема *Rhazya stricta* (Yates et al., 2014), *Reaumuria soongorica* (Shi et al., 2013) та *Ammopiptanthus mongolicus* (Pang et al., 2013), зумовлені експресією лише певних генів. Севелам та ін. (Sewelam et al., 2014) виявили 190 генів-кандидатів, які є важливими для підвищення стійкості рослин до поєднання сольових, осмотичних та теплових стресів. Генетичні дослідження з питань адаптації псамофітів до навколишнього середовища проводяться на рослинах, які мають значення для сільського господарства, зокрема на піщаному рисі (*Agriophyllum squarrosum*) – однорічній пустельній рослині, що пристосована до рухливих піщаних дюн у посушливих та напівсухих регіонах Середньої Азії (Zhao et al., 2014). Пенгшан Зао зі співавторами (Zhao et al., 2014) провели

транскриптомний аналіз вегетативних органів піщаного рису та ідентифікували кандидати генів, які можуть бути залучені до адаптаційних процесів рослин, що зростають на піщаних дюнах, а саме визначили набір генів, що реагують на тепловий та сольовий стрес, відповідають за іонний гомеостаз, окиснювально-відновні процеси, порівнюючи їх з профілями експресії у *Arabidopsis*. Автори показали, що лише певні гени дозволяють псамофіту-рису, що зростає на піщаному ґрунті, мінімізувати шкоду, спричинявану стресорами. Результати фізіолого-генетичних досліджень, проведених на дикорослих рослинах, які виявляють природну стійкість до екстремальних стресів, спонукають вчених використовувати такі рослини як новий генетичний ресурс для поліпшення врожаю культурних сільськогосподарських рослин (McCouch, 2013).

Дослідження ролі морфолого-анатомічних та метаболічних параметрів в адаптації псамофітів до екстремальних змін навколишнього середовища набуло особливого значення у зв'язку з питаннями екологічної оцінки екосистем, їх цінності та їхнього відновлення в умовах змін навколишнього середовища. За численними даними літератури, фенотипові ознаки, такі як зниження розмірів органів і клітин, формування водозапасаючої паренхіми, підвищення соковитості листків, скручування листових пластинок, щільність продихів та їх заглибленість в епідерміс, щільність трихом, потовщення кутикули та інші допомагають адаптуватися псамофітам до навколишнього середовища і підтримувати оптимальний водний баланс рослин. Дані літератури вказують на перспективність подальших структурних й фізіолого-біохімічних досліджень псамофітів, а також розвитку досліджень генетичної пластичності цих рослин з метою збереження псамофітів за умов кліматичних змін та підвищення антропогенного тиску.

ЛІТЕРАТУРА

- Белявская Н.А., Федюк О.М., Золотарева Е.К. 2018. Растения и тяжелые металлы: рецепция и сигналинг. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. 3 (45): 10-30.
- Колупаєв Ю.Є. 2001. Стресові реакції рослин: молекулярно-клітинний рівень. Харків : 171 с.
- Колупаєв Ю.Є., Карпец Ю.В. 2010. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров. Киев : 352 с.
- Колупаєв Ю.Є., Ястреб Т.О., Кокорев А.И. 2019. Антиоксидантная защита у растений при тепло-

ПРОЯВ ФЕНОТИПОВОЇ ПЛАСТИЧНОСТІ ПСАМОФІТІВ

- вом стрессе. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біол. 2(47) : 39-60.
- Косаківська І.В. 2003. Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів. Київ: Сталь : 192 с.
- Косаковская И.В. 2008. Стрессовые белки растений. Киев : 153 с.
- Козеко Л.Є. 2010. Белок теплового шока 90 kDa: різноманітність, структура і функції. Цитологія : 52(11) : 3-20.
- Козеко Л.Є. 2018. Участь цитозольних білків теплового шока HSP70 і HSP90 в адаптації к водному дефіциту проростків *Arabidopsis thaliana*. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. 2 (44) : 41-49.
- Футорна О.А., Баданина В.А., Жигалова С.Л. 2017. Еколого-анатомічна характеристика деяких видів роду *Tragopogon* (Asteraceae) флори України. *Biosystems Diversity*. 25 (4) : 274-281.
- Abd Elhalim Mona E., Abo-Alatta O.Kh., Habib S.A., Abd Elba Ola H. 2016. The anatomical features of the desert halophytes *Zygophyllum album* L.F. and *Nitraria retusa*. *Ann. Agricult. Sci.* <http://doi:10.1016/j.aos.2015.12.001>
- Asada K. 1999. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annu. Rev. Plant Biol.* 50 : 601-639.
- Ashraf M., Harris P.J.C. 2013. Photosynthesis under stressful environments: an overview. *Photosynthetica*. 51 : 163-190.
- Björk S. 1967. Ecological investigations of *Phragmites communis*. studies in theoretic and applied limnology. *Folia Limnol. Scand.* 14 : 1-248.
- Blunt A.G. 2006. A comparative study of *Corynephorus canascens* (L.) P.Beauv. Communities of Inland sand dunes in England and Poland. A thesis submitted in partial fulfilment of the requirements of the University of Wolverhampton for the degree of Doctor of Philosophy. 2006. University of Łódź, Poland: 296 p.
- Catani R., Gratani L. 2013. Morphological and physiological adaptive traits of Mediterranean narrow endemic plants: The case of *Centaurea gymnocarpa* (Capraia Island, Italy). *Flora*. 208: 174-183.
- Chen J., Zhao X., Liu X., Zhang Y., Luo Y., Luo Y., He Z., Zhang R. 2019. Growth and physiology of two psammophytes to precipitation manipulation in Horqin Sandy Land, Eastern China. *Plants*. 8 (244) : 1-15.
- Christodouloupoulou L., Tsoukatou M., Tziveleka L.A., Vagias C., Petrakis P.V., Roussis V. 2005. Piperidinyl amides with insecticidal activity from the maritime plant *Otanthus maritimus*. *J. Agricult. Food Chem.* 53 (5) : 1435-1439.
- Ciccarelli D., Forino L., Balestri M., Pagni A.M. 2009. Leaf anatomical adaptations of *Calystegia soldanella*, *Euphorbia paralias* and *Otanthus maritimus* to the ecological conditions of coastal sand dune systems. *Caryologia*. 62 (2) : 142-151.
- Clevering O.A., Lissner J. 1999. Taxonomy, chromosome numbers, clonal diversity and population dynamics of *Phragmites australis*. *Aquat. Bot.* 64: 185-208.
- Cristina M., Dinis A., Sales F. 2008. Testing the reliability of anatomical and epidermal characters in grass taxonomy. *Microsc. Microanal.* 14 (3) : 156-157.
- Echevarria-Zomeno S., Ariza D., Jorge I., Lenz C., Del Campo A., Jorriñ J.V., Navarro R.M. 2009. Changes in the protein profile of *Quercus ilex* leaves in response to drought stress and recovery. *J. Plant Physiol.* 166 : 233-245.
- De Castro O., Brullo S., Colombo P., Jury S., De Luca P., de Maio A. 2012. Phylogenetic and biogeographical inferences for *Pancratium* (Amaryllidaceae), with an emphasis on the Mediterranean species based on plastid sequence data. *Bot. J. Linn. Soc.* 170 : 12-28.
- De Felice B., Manfellotto F., D'Alessandro R., De Castro, O., Di Maio A., Trifuoggi M. 2013. Comparative transcriptional analysis reveals differential gene expression between sand daffodil tissues. *Genetica*. 141 : 443-452.
- De Santo A.V., Alfani A., Luca P.D. 1976. Water vapour uptake from the atmosphere by some *Tillandsia* species. *Ann. Bot.* 40 : 391-394.
- Dong Z.Y., Yao Y.F., Zhao J.R., Jia Z.C. 2000. Anatomical observations on the photosynthetic branch of *Haloxylon ammodendron* (C.A. Mey) bunge and its character of drought and salt resistance. *Journal of Arid Land and Resources and Environment*. 14 : 70-83.
- Esau K. 1965. *Plant Anatomy*. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Fahn A. 1967. *Plant Anatomy*. Pergamon Press, Oxford.
- Fahn A. 1986. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. *Ann. Bot.* 57 : 631-637.
- Fahn A. 2000. Structure and function of secretory cells. *Adv Bot Res.* 31 : 37-75.
- Fiorani F., Beemster G.T.S., Bultynck L., Lambers H. 2000. Can Meristematic activity determine variation in leaf size and elongation rate among four poa species? A kinematic study. *Plant Physiol.* 124 (2) : 845-856.
- Futorna O.A. 2001. Anatomical structure of the vegetative organs *Helichrysum arenarium* and *H. corymbiforme* (As-teraceae Dumort.). Анатомічна будова вегетативних органів *Helichrysum arenarium* та *H. corymbiforme* (Asteraceae Dumort.). *Ukr. Bot.* 58 (1) : 111-120.
- Futorna O.A. 2006. Anatomichna harakterystyka *Jurinea laxa* Fish. ex Iljin. [Anatomical characteristic

- of *Jurinea laxa* Fish. ex Iljin.]. Scientific Bulletin of Chernivtsi University. 298 : 259-268.
- Futorna O.A., Badanina V.A., Zhygalova S.L. 2017. Ecological-anatomical characteristics of some *Tragopogon* (Asteraceae) species of the flora of Ukraine. *Biosystem. Diversity*. 25 (4) : 274-281.
- Grammatikopoulos G., Manetas Y. 1994. Direct absorption of water by hairy leaves of *Phlomis fruticosa* and its contribution to drought avoidance. *Can. J. Bot.* 72 : 1805-1811.
- Granier Ch., Tardie F. 1999. Water deficit and spatial pattern of leaf development. Variability in responses can be simulated using a simple model of leaf development. *Plant Physiol.* 119 (2) : 609-619.
- Green P.B. 1976. Growth and cell pattern formation on an axis: critique of concepts, terminology, and mode of study. *Bot. Gaz.* 137 : 187-202.
- Gong J.R., Zhao A.F., Huang Y.M., Zhang X.S., Zhang C.L. 2006. Water relations, gas exchange, photochemical efficiency, and peroxidative stress of four plant species in the Heihe drainage basin of northern China. *Photosynthetica*. 44 : 355-364.
- Grigore M.N., Toma C. 2007. Histo-anatomical strategies of *Chenopodiaceae* halophytes; adaptive, ecological and evolutionary implications. *WSEAS Trans. Biol. Biomed.* 12 (4) : 204-218.
- Hameed B.H., Krishni R.R., Sata S.A. 2009. A novel agricultural waste adsorbent for the removal of cationic dye from aqueous solutions. *J. Hazard. Mater.* 162 : 305-311.
- Handa S., Handa A., Hasegawa P., Bressan R. 1986. Proline accumulation and the adaptation of cultured plant cells to water stress 1. *Plant Physiol.* 80 : 938-945.
- Hanganu J., Mihail G., Coops H. 1999. Responses of ecotypes of *Phragmites australis* to increased seawater influence: a field study in the Danube delta, Romania. *Aquat. Bot.* 64 : 351-358.
- Hameed B.H., Krishni R.R., Sata S.A. 2009. A novel agricultural waste adsorbent for the removal of cationic dye from aqueous solutions. *J. Hazard. Mater.* 162 : 305-311.
- Hansen D.L., Lambertini C., Jampeetong A., Brix H. 2007. Clone-specific differences in *Phragmites australis*: effects of ploidy level and geographic origin. *Aquat. Bot.* 86 : 269-279.
- Hesp P.A. 1991. Ecological processes and plant adaptations on coastal dunes. *J. Arid Environ.* 21 : 165-191.
- Hua C.C., Xing D.H., Rong L., Wei W., Ping P.X., Yu B.G., Ha L. Z. 2010. Characteristics of plant calcium fractions for 25 species in Tengger Desert. *Sciences in Cold and Arid Regions*. 2 (2) : 168-174.
- Jianu L.D., Bercu R., Popoviciu D.R. 2021. *Silene thymifolia* Sibth. et Sm. (Caryophyllaceae) – A vulnerable species in Romania: Anatomical aspects of vegetative organs. *Notulae Scientia Biologicae*. 13 (1) : 1-7.
- Kostman T.A., Franceschi V.R. 2000. Cell and calcium oxalate crystal growth is coordinated to achieve high-capacity calcium regulation in plants. *Protoplasma*. 214 : 166-179.
- Lange O.L., Kilian E., Ziegler H. 1986. Water vapor uptake and photosynthesis in lichens: performance differences in species with green and blue-green algae as phycobionts. *Oecologia*. 71 : 104-110.
- Le Bagousse-Pinguet Y., Forey E., Touzard B., Michallet R., 2013. Disentangling the effects of water and nutrients for studying the outcome of plant interactions in sand dune ecosystems. *J. Veg. Sci.* 24: 375-383.
- Lersten N.R., Horner H.T. 2008. Subepidermal idioblasts and crystal macropattern in leaves of *Ticodendron* (Ticodendraceae). *Plant Systematics Evolution*. 276 : 255-260.
- Li Xingxiang, Zhang D.Z., Lynch-Holm V.J., Okita T.W., Franceschi V.R. 2003. Isolation of a crystal matrix protein associated with calcium oxalate precipitation in vacuoles of specialized cells. *Plant Physiol.* 133 : 549-559.
- Luo Y., Zhao X., Zhou R., Zuo X., Zhang J., Li Y. 2011. Physiological acclimation of two psammophytes to repeated soil drought and rewatering. *Acta Physiol. Plant.* 33 : 79-91.
- Marshall J.K. 1965. *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv. as a Model for the *Ammophila* Problem. *J. Ecol.* 53 (2) : 447-463.
- Mass E.V., Nieman R.H., 1978. Physiology of plant tolerance to salinity. In: *Crop Tolerance to Suboptimal Land Conditions*, ed. Jung G.A. Amer. Soc. Agron. Spec. Publ., USA, pp. 277-299.
- Maun M.A. 1997. Adaptations of plants to burial in coastal sand dunes. *Can. J. Bot.* 76 : 713-738.
- Mazen A.M.A. 2004. Calcium oxalate deposits in leaves of *Corchorus olitorius* as related to accumulation of toxic metals. *Russ. J. Plant Physiol.* 51: 281-285.
- McCouch S. 2013. Crop Wild Relative Group: Feeding the future. *Nature*. 499 (7456) : 23-24.
- Metcalfe C. R., Chalk K, L. 1989. *Anatomy of the dicotyledons*, vol. 2, 2nd edn. Clarendon, Oxford.
- O'Toole J. C. , R. T. Cruz R.T. 1980. Response of leaf water potential, stomatal resistance and leaf roll-ing to water stress. *Plant Physiol. (Lancaster)*. 65 : 428-432.
- Pang T, Ye C.Y., Xia X.L., Yin W.L. 2013. De novo sequencing and transcriptome analysis of the desert shrub, *Ammopiptanthus mongolicus*, during cold acclimation using Illumina/Solexa. *BMC Genomics*. 14 : 15-21.
- Parida A.K., Dagaonkar V.S., Phalak M.S., Umalkar G.V., Aurangabadkar L.P. 2007. Alterations in photosynthetic pigments, protein and osmotic com-

ПРОЯВ ФЕНОТИПОВОЇ ПЛАСТИЧНОСТІ ПСАМОФІТІВ

- ponents in cotton genotypes subjected to short-term drought stress followed by recovery. *Plant Biotechnol. Rep.* 1 : 37-48.
- Parida A.K., Dagaonkar V.S., Phalak M.S., Aurangabadkar L.P. 2008. Differential responses of the enzymes involved in proline biosynthesis and degradation in drought tolerant and sensitive cotton genotypes during drought stress and recovery. *Acta Physiol. Plant.* 30 : 619-627.
- Pauca-Comanescu M., Clevering O.A., Hanganu J., Gridin M. 1999. Phenotypic differences among ploidy levels of *Phragmites australis* growing in Romania. *Aquat. Bot.* 64 (3-4) : 223-234.
- Perrone R., Salmeri C., Brullo S., Colombo P. 2015. What do leaf anatomy and micro-morphology tell us about the psammophilous *Pancratium maritimum* L. (Amaryllidaceae) in response to sand dune conditions? *Flora.* 213 : 20-31.
- Peter M., Herskowitz I. 1994. Joining the complex cyclin-dependent kinase inhibitory proteins and the cell cycle. *Cell.* 79 (1) : 181-184.
- Poulson T.L. 1999. Autogenic, allogenic and individualistic mechanisms of dune succession at Miller, Indiana. *Nat. Area J.* 19 : 172-176.
- Prat H. 1931. L'épiderme des graminées. Étude anatomique et systématique, Massion et Cie, Paris.
- Qu H., Zhao H., Zhou R., Zuo X., Luo Y., Wang J., Orr B.J. 2012. Effects of sand burial on the survival and physiology of three psammophytes of Northern China. *African J. Biotechnol.* 11 (20) : 4518-4529.
- Rankenberg T., Batist Geldhof B., van Veen H., Holsteens K., Van de Poel, B., Sasidharan R. (2021). Age-Dependent abiotic stress resilience in plants. *Trends Plant Sci.* 26 (7) : 692-705.
- Redmann R.E. 1985. Adaptation of grasses to water stress leaf rolling and stomate distribution. *Annals of the Missouri Botanical Garden.* 72 (4) : 833-842.
- Ripley E.A., Redmann R.F. 1976. Grassland. Pp. 349-398. In: *Vegetation and the Atmosphere*, ed. Monteith J.L. Vol. 2. Case Studies. Academic Press, London.
- Robinson D.O., Coate J.E., Singh A., Hong L., Bush M., Dayle J. 2018. Ploidy and size at multiple scales in the *Arabidopsis* sepal. *Plant Cell.* 30 (10) : 2308-2329.
- Rolletschek H., Rolletschek A., Kühl H., Kohl J.G. 1999. Clone specific differences in a *Phragmites australis* stand ii. seasonal development of morphological and physiological characteristics at the natural site and after transplantation. *Aquat. Bot.* 64 : 247-260.
- Romeo V., Verzera A., Ragusa S., Condurso C. 2007. The aerial part headspace constituents of *Otanthus maritimus* L. (Asteraceae). *Journal of Essential Oil Bearing Plants.* 10 (3) : 173-178.
- Rozema J., Bijwaard P., Prast G., Broekman R. 1985. Ecophysiological adaptations of coastal halophytes from foredunes and salt marshes. *Vegetatio.* 62 : 499-521.
- Ruocco M., Bertoni D., Sarti G., Ciccarelli D. 2014. Mediterranean coastal dune systems: which abiotic factors have the most influence on plant communities? *Estuar. Coast Shelf. S.* 149 : 213-222.
- Rychnovska M., Kvet J. 1963. Water relations of some psammophytes with respect to their distribution. In: *The Water Relations of Plants*, eds. Rutter A.J., Whitehead F.H. John Wiley and Sons, New York, pp. 190-198.
- Schönherr J. 2000. Calcium chloride penetrates pear leaf cuticles via aqueous pores. *Planta.* 212 : 112-118.
- Selvi F., Bigazzi Massimi M. 2001. Leaf surface and anatomy in Boraginaceae tribe Boragineae with respect to ecology and taxonomy. *Flora.* 196 : 269-285.
- Setzer W.N., Vogler B., Schmidt J.M., Leahy J.G., Rives R. 2004. Antimicrobial activity of *Artemisia douglasiana* leaf essential oil. *Fitoterapia.* 75(2) : 192-200.
- Sewelam N, Oshima Y, Mitsuda N, Ohme-Takagi M: A Step towards Understanding Plant Responses to Multiple Environmental Stresses: a Genome-wide Study. *Plant Cell Environ.* 2014. 37 (9): 2024-2035.
- Shi Y., Yan X., Zhao P., Yin H., Zhao X., Xiao H., Li X., Chen G., Ma X-F. 2013. Transcriptomic analysis of a tertiary relict plant, extreme xerophyte *Reaumuria soongorica* to identify genes related to drought adaptation. *Plos One.* 8 (5) : e63993.
- Silk W.K., Erickson R.O. 1979. Kinematics of plant growth. *J. Theor. Biol.* 76 : 481-501.
- Stebbins G.L. 1971. Chromosomal evolution in higher plants. Edward Arnold, London.
- Stocker O. 1972. Water- and photosynthesis-relations of desert-plants in the Mauritanian Sahara. III. Small shrubs, hemi-cryptophytes and grasses. *Flora.* 161 : 46-110.
- Taylor M.G., Simkiss K., Greaves G.N., Okazaki M., Mann S. 1993. An X-Ray absorption spectroscopy study of the structure and transformation of amorphous calcium carbonate from plant cystoliths. *Biol. Sci.* 252 : 75-80.
- Tsoukatou M., Vagias C., Harvala C., Roussis V. 2000. Essential oil headspace analysis of the maritime *Bombycilaena erecta* and *Otanthus maritimus* species growing wild in Greece. *Journal of Essential Oil Research.* 12 (3) : 360-364.
- Voesenek L.A.C.J., Rijnders J.H.G.M., Peeters A.J.M., van de Steeg H.M., de Kroon H. 2004. Plant hormones regulate fast shoot elongation under water. From genes to communities. *Ecologia.* 85 (1) : 16-27.
- Volk G.M., Lynch-Holm V.J., Kostman T.A., Goss L.J., Franceschi V.R. 2002. The role of druse and raphide

- calcium oxalate crystals in tissue calcium regulation in *Pistia stratiotes* leaves. *Plant Biol.* 4 : 34-45.
- Waisel Y. 1972. *Biology of Halophytes*. Academic Press, New York, USA, pp. 246-249.
- Wang X., Xiao H., Cheng Y., Ren J. 2016. Leaf epidermal water-absorbing scales and their absorption of unsaturated atmospheric water in *Reaumuria soongorica*, a desert plant from the northwest arid region of China. *Journal of Arid Environments*. 128: 17-29.
- Willis A. J., Jefferies R.L. 1963. Investigations on the water relations of sand-dune plants under natural conditions. In: *The Water Relations of Plants*, eds. Rutter A.J., Whitehead F.H. John Wiley and Sons, New York? pp. 168-189.
- Yan L., Li H., Liu Y. 2002. The anatomical ecology studies on the leaf of 13 species in *Caragana* genus. *J. Arid. Land Resour. Environ.* 16 (1) : 100-106.
- Yates S.A., Chernukhin I., Alvarez-Fernandez R., Bechtold U., Baeshen M., Baeshen N., Mutwakil M.Z., Sabir J., Lawson T., Mullineaux P.M. 2014. The temporal foliar transcriptome of the perennial C3 desert plant *Rhazya stricta* in its natural environment. *BMC Plant Biol.* 14 : 2-13.
- Yu M., Ding G., Gao G., Zhao Y., Sai K. 2018. Leaf temperature fluctuations of typical psammophytic plants and their application to stomatal conductance estimation. *Forest.* 9 : 1-13.
- Zhao P., Capella-Gutiérrez S., Shi Y., Zhao X., Chen G., Gabaldón T., Ma X.F. 2014. Transcriptomic analysis of a psammophyte food crop, sand rice (*Agriophyllum squarrosum*) and identification of candidate genes essential for sand dune adaptation. *BMC Genomics.* 15 : 872.
- REFERENCES**
- Belyavskaya N.A., Fedyuk O.M., Zoltareva E.K. 2018. Plants and heavy metals: perception and signaling. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.* 3 (45): 10-30. (In Russian).
- Kolupaev Yu.E. 2001. *Stresovi reaktsiyi roslyn: molekulyarno-klitynnyy riven'* (Stress reactions of Plants: Molecular-Cellular Level). Kharkiv : 171 p. (In Ukrainian).
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V. 2010. *Formirovanie adaptivnykh reaktsii rastenii na daistvie abioticheskikh strssorov* (Formation of Plants Adaptive Reactions to Abiotic Stressors Influence). Kiev : 352 p. (In Russian).
- Kolupaev Yu.E., Yastreb T.O., Kokorev O.I. 2019. Antioxidant protection in plants under heat stress. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.* 2 (47) : 39-60.
- Kosakovskaya I.V. 2003. *Fiziolohe-biokhimichni osnovy adaptatsiyi roslyn do stresiv* (Physiological and Biochemical Bases of Adaptation of Plants to Stress). Kyiv : 192 p. (In Ukrainian).
- Kosakovskaya I.V. 2008. *Stressovyye belki rasteniy* (Stress Proteins of Plants). Kiev : 153 p. (In Russian).
- Kozeko L.E. 2010. Heat Shock Proteins 90 kDa: Diversity, Structure, Functions. *Tsitologiya.* 52(11) : 893-910. (In Russian).
- Kozeko L.E. 2018. Participation of cytosol heat shock protein 90 kDa in adaptation to water deficit of *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.* 2(44) : 41-49. (In Russian).
- Futorna O.A., Badanina V.A., Zigalova C.L. 2017. Ecologo-anatomic characterization of some species *Tragopogon* (Asteraceae) of Ukraine flora. *Biosystems Diversity.* 25 (4) : 274-281. (In Ukrainian).
- Abd Elhalim Mona E., Abo-Alatta O.Kh., Habib S.A., Abd Elba Ola H. 2016. The anatomical features of the desert halophytes *Zygophyllum album* L.F. and *Nitraria retusa*. *Ann. Agricult. Sci.* <http://doi:10.1016/j.aos.2015.12.001>
- Asada K. 1999. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annu. Rev. Plant Biol.* 50 : 601-639.
- Ashraf M., Harris P.J.C. 2013. Photosynthesis under stressful environments: an overview. *Photosynthetica.* 51 : 163-190.
- Björk S. 1967. Ecological investigations of *Phragmites communis*. studies in theoretic and applied limnology. *Folia Limnol. Scand.* 14 : 1-248.
- Blunt A.G. 2006. A comparative study of *Corynephorus canescens* (L.) P.Beauv. Communities of Inland sand dunes in England and Poland. A thesis submitted in partial fulfilment of the requirements of the University of Wolverhampton for the degree of Doctor of Philosophy. 2006. University of Łódź, Poland: 296 p.
- Catoni R., Gratani L. 2013. Morphological and physiological adaptive traits of Mediterranean narrow endemic plants: The case of *Centaurea gymnocarpa* (Capraia Island, Italy). *Flora.* 208: 174-183.
- Chen J., Zhao X., Liu X., Zhang Y., Luo Y., Luo Y., He Z., Zhang R. 2019. Growth and physiology of two psammophytes to precipitation manipulation in Horqin Sandy Land, Eastern China. *Plants.* 8 (244) : 1-15.
- Christodouloupoulou L., Tsoukatou M., Tziveleka L.A., Vagias C., Petrakis P.V., Roussis V. 2005. Piperidinyl amides with insecticidal activity from the maritime plant *Otanthus maritimus*. *J. Agricult. Food Chem.* 53 (5) : 1435-1439.
- Ciccarelli D., Forino L., Balestri M., Pagni A.M. 2009. Leaf anatomical adaptations of *Calystegia soldanella*, *Euphorbia paralias* and *Otanthus maritimus* to the ecological conditions of coastal sand dune systems. *Caryologia.* 62 (2) : 142-151.
- Clevering O.A., Lissner J. 1999. Taxonomy, chromosome numbers, clonal diversity and population dy-

ПРОЯВ ФЕНОТИПОВОЇ ПЛАСТИЧНОСТІ ПСАМОФІТІВ

- namics of *Phragmites australis*. *Aquat. Bot.* 64: 185-208.
- Cristina M., Dinis A., Sales F. 2008. Testing the reliability of anatomical and epidermal characters in grass taxonomy. *Microsc. Microanal.* 14 (3) : 156-157.
- Echevarria-Zomeno S., Ariza D., Jorge I., Lenz C., Del Campo A., Jorin J.V., Navarro R.M. 2009. Changes in the protein profile of *Quercus ilex* leaves in response to drought stress and recovery. *J. Plant Physiol.* 166 : 233-245.
- De Castro O., Brullo S., Colombo P., Jury S., De Luca P., de Maio A. 2012. Phylogenetic and biogeographical inferences for *Pancreatium* (Amaryllidaceae), with an emphasis on the Mediterranean species based on plastid sequence data. *Bot. J. Linn. Soc.* 170 : 12-28.
- De Felice B., Manfellotto F., D'Alessandro R., De Castro, O., Di Maio A., Trifuoggi M. 2013. Comparative transcriptional analysis reveals differential gene expression between sand daffodil tissues. *Genetica.* 141 : 443-452.
- De Santo A.V., Alfani A., Luca P.D. 1976. Water vapour uptake from the atmosphere by some *Tillandsia* species. *Ann. Bot.* 40 : 391-394.
- Dong Z.Y., Yao Y.F., Zhao J.R., Jia Z.C. 2000. Anatomical observations on the photosynthetic branch of *Haloxylon ammodendron* (C.A. Mey) bunge and it is the character of drought and salt resistance. *Journal of Arid Land and Resources and Environment.* 14 : 70-83.
- Esau K. 1965. *Plant Anatomy*. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Fahn A. 1967. *Plant Anatomy*. Pergamon Press, Oxford.
- Fahn A. 1986. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. *Ann. Bot.* 57 : 631-637.
- Fahn A. 2000. Structure and function of secretory cells. *Adv Bot Res.* 31 : 37-75.
- Fiorani F., Beemster G.T.S., Bultynck L., Lambers H. 2000. Can Meristematic activity determine variation in leaf size and elongation rate among four poa species? A kinematic study. *Plant Physiol.* 124 (2) : 845-856.
- Futorna O.A. 2001. Anatomical structure of the vegetative organs *Helichrysum arenarium* and *H. corymbiforme* (Asteraceae Dumort.). *Анатомічна будова вегетативних органів Helichrysum arenarium та H. corymbiforme (Asteraceae Dumort.)*. *Ukr. Bot.* 58 (1) : 111-120.
- Futorna O.A. 2006. *Anatomichna harakterystyka Jurinea laxa Fish. ex Iljin*. [Anatomical characteristic of *Jurinea laxa* Fish. ex Iljin.]. *Scientific Bulletin of Chernivtsi University.* 298 : 259-268.
- Futorna O.A., Badanina V.A., Zhygalova S.L. 2017. Ecological-anatomical characteristics of some *Tragopogon* (Asteraceae) species of the flora of Ukraine. *Biosystem. Diversity.* 25 (4) : 274-281.
- Grammatikopoulos G., Manetas Y. 1994. Direct absorption of water by hairy leaves of *Phlomis fruticosa* and its contribution to drought avoidance. *Can. J. Bot.* 72 : 1805-1811.
- Granier Ch., Tardie F. 1999. Water deficit and spatial pattern of leaf development. Variability in responses can be simulated using a simple model of leaf development. *Plant Physiol.* 119 (2) : 609-619.
- Green P.B. 1976. Growth and cell pattern formation on an axis: critique of concepts, terminology, and mode of study. *Bot Gaz.* 137 : 187-202.
- Gong J.R., Zhao A.F., Huang Y.M., Zhang X.S., Zhang C.L. 2006. Water relations, gas exchange, photochemical efficiency, and peroxidative stress of four plant species in the Heihe drainage basin of northern China. *Photosynthetica.* 44 : 355-364.
- Grigore M.N., Toma C. 2007. Histo-anatomical strategies of *Chenopodiaceae* halophytes; adaptive, ecological and evolutionary implications. *WSEAS Trans. Biol. Biomed.* 12 (4) : 204-218.
- Hameed B.H., Krishni R.R., Sata S.A. 2009. A novel agricultural waste adsorbent for the removal of cationic dye from aqueous solutions. *J. Hazard. Mater.* 162 : 305-311.
- Handa S., Handa A., Hasegawa P., Bressan R. 1986. Proline accumulation and the adaptation of cultured plant cells to water stress 1. *Plant Physiol.* 80 : 938-945.
- Hanganu J., Mihail G., Coops H. 1999. Responses of ecotypes of *Phragmites australis* to increased seawater influence: a field study in the Danube delta, Romania. *Aquat. Bot.* 64 : 351-358.
- Hameed B.H., Krishni R.R., Sata S.A. 2009. A novel agricultural waste adsorbent for the removal of cationic dye from aqueous solutions. *J. Hazard. Mater.* 162 : 305-311.
- Hansen D.L., Lambertini C., Jampeetong A., Brix H. 2007. Clone-specific differences in *Phragmites australis*: effects of ploidy level and geographic origin. *Aquat. Bot.* 86 : 269-279.
- Hesp P.A. 1991. Ecological processes and plant adaptations on coastal dunes. *J. Arid Environ.* 21 : 165-191.
- Hua C.C., Xing D.H., Rong L., Wei W., Ping P.X., Yu B.G., Ha L. Z. 2010. Characteristics of plant calcium fractions for 25 species in Tengger Desert. *Sciences in Cold and Arid Regions.* 2 (2) : 168-174.
- Jianu L.D., Bercu R., Popoviciu D.R. 2021. *Silene thymifolia* Sibth. et Sm. (Caryophyllaceae) – A vulnerable species in Romania: Anatomical aspects of vegetative organs. *Notulae Scientia Biologicae.* 13 (1) : 1-7.
- Kostman T.A., Franceschi V.R. 2000. Cell and calcium oxalate crystal growth is coordinated to achieve

- high-capacity calcium regulation in plants. *Protoplasma*. 214 : 166-179.
- Lange O.L., Kilian E., Ziegler H. 1986. Water vapor uptake and photosynthesis in lichens: performance differences in species with green and blue-green algae as phycobionts. *Oecologia*. 71 : 104-110.
- Le Bagousse-Pinguet Y., Forey E., Touzard B., Michallet R., 2013. Disentangling the effects of water and nutrients for studying the outcome of plant interactions in sand dune ecosystems. *J. Veg. Sci.* 24: 375-383.
- Lersten N.R., Horner H.T. 2008. Subepidermal idioblasts and crystal macropattern in leaves of *Ticodendron* (Ticodendraceae). *Plant Systematics Evolution*. 276 : 255-260.
- Li Xingxiang, Zhang D.Z., Lynch-Holm V.J., Okita T.W., Franceschi V.R. 2003. Isolation of a crystal matrix protein associated with calcium oxalate precipitation in vacuoles of specialized cells. *Plant Physiol*. 133 : 549-559.
- Luo Y., Zhao X., Zhou R., Zuo X., Zhang J., Li Y. 2011. Physiological acclimation of two psammophytes to repeated soil drought and rewatering. *Acta Physiol. Plant*. 33 : 79-91.
- Marshall J.K. 1965. *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv. as a Model for the *Ammophila* Problem. *J. Ecol.* 53 (2) : 447-463.
- Mass E.V., Nieman R.H., 1978. Physiology of plant tolerance to salinity. In: *Crop Tolerance to Suboptimal Land Conditions*, ed. Jung G.A. Amer. Soc. Agron. Spec. Publ., USA, pp. 277-299.
- Maun M.A. 1997. Adaptations of plants to burial in coastal sand dunes. *Can. J. Bot.* 76 : 713-738.
- Mazen A.M.A. 2004. Calcium oxalate deposits in leaves of *Corchorus olitorius* as related to accumulation of toxic metals. *Russ. J. Plant Physiol.* 51: 281-285.
- McCouch S. 2013. Crop Wild Relative Group: Feeding the future. *Nature*. 499 (7456) : 23-24.
- Metcalf C. R., Chalk K, L. 1989. *Anatomy of the dicotyledons*, vol. 2, 2nd edn. Clarendon, Oxford.
- O'Toole J. C. , R. T. Cruz R.T. 1980. Response of leaf water potential, stomatal resistance and leaf rolling to water stress. *Plant Physiol. (Lancaster)*. 65 : 428-432.
- Pang T, Ye C.Y., Xia X.L., Yin W.L. 2013. De novo sequencing and transcriptome analysis of the desert shrub, *Ammopiptanthus mongolicus*, during cold acclimation using Illumina/Solexa. *BMC Genomics*. 14 : 15-21.
- Parida A.K., Dagaonkar V.S., Phalak M.S., Umalkar G.V., Aurangabadkar L.P. 2007. Alterations in photosynthetic pigments, protein and osmotic components in cotton genotypes subjected to short-term drought stress followed by recovery. *Plant Biotechnol. Rep.* 1 : 37-48.
- Parida A.K., Dagaonkar V.S., Phalak M.S., Aurangabadkar L.P. 2008. Differential responses of the enzymes involved in proline biosynthesis and degradation in drought tolerant and sensitive cotton genotypes during drought stress and recovery. *Acta Physiol. Plant*. 30 : 619-627.
- Pauca-Comanescu M., Clevering O.A., Hanganu J., Gridin M. 1999. Phenotypic differences among ploidy levels of *Phragmites australis* growing in Romania. *Aquat. Bot.* 64 (3-4) : 223-234.
- Perrone R., Salmeri C., Brullo S., Colombo P. 2015. What do leaf anatomy and micro-morphology tell us about the psammophilous *Pancreatium maritimum* L. (Amaryllidaceae) in response to sand dune conditions? *Flora*. 213 : 20-31.
- Peter M., Herskowitz I. 1994. Joining the complex cyclin-dependent kinase inhibitory proteins and the cell cycle. *Cell*. 79 (1) : 181-184.
- Poulson T.L. 1999. Autogenic, allogenic and individualistic mechanisms of dune succession at Miller, Indiana. *Nat. Area J.* 19 : 172-176.
- Prat H. 1931. *L'épiderme des graminées. Étude anatomique et systématique*, Massion et Cie, Paris.
- Qu H., Zhao H., Zhou R., Zuo X., Luo Y., Wang J., Orr B.J. 2012. Effects of sand burial on the survival and physiology of three psammophytes of Northern China. *African J. Biotechnol.* 11 (20) : 4518-4529.
- Rankenberg T., Batist Geldhof B., van Veen H., Holsteens K., Van de Poel, B., Sasidharan R. (2021). Age-Dependent abiotic stress resilience in plants. *Trends Plant Sci.* 26 (7) : 692- 705.
- Redmann R.E. 1985. Adaptation of grasses to water stress leaf rolling and stomate distribution. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 72 (4) : 833-842 .
- Ripley E.A., Redmann R.F. 1976. Grassland. Pp. 349-398. In: *Vegetation and the Atmosphere*, ed. Monteith J.L. Vol. 2. Case Studies. Academic Press, London.
- Robinson D.O., Coate J.E., Singh A., Hong L., Bush M., Dayle J. 2018. Ploidy and size at multiple scales in the *Arabidopsis* sepal. *Plant Cell*. 30 (10) : 2308-2329.
- Rolletschek H., Rolletschek A., Kühl H., Kohl J.G. 1999. Clone specific differences in a *Phragmites australis* stand ii. seasonal development of morphological and physiological characteristics at the natural site and after transplantation. *Aquat. Bot.* 64 : 247-260.
- Romeo V., Verzera A., Ragusa S., Conduro C. 2007. The aerial part headspace constituents of *Otanthus maritimus* L. (Asteraceae). *Journal of Essential Oil Bearing Plants*. 10 (3) : 173-178.
- Rozema J., Bijwaard P., Prast G., Broekman R. 1985. Ecophysiological adaptations of coastal halophytes from foredunes and salt marshes. *Vegetatio*. 62 : 499-521.

ПРОЯВ ФЕНОТИПОВОЇ ПЛАСТИЧНОСТІ ПСАМОФІТІВ

- Ruocco M., Bertoni D., Sarti G., Ciccarelli D. 2014. Mediterranean coastal dune systems: which abiotic factors have the most influence on plant communities? *Estuar. Coast Shelf. S.* 149 : 213-222.
- Rychnovska M., Kvet J. 1963. Water relations of some psammophytes with respect to their distribution. In: *The Water Relations of Plants*, eds. Rutter A.J., Whitehead F.H. John Wiley and Sons, New York, pp. 190-198.
- Schönherr J. 2000. Calcium chloride penetrates pear leaf cuticles via aqueous pores. *Planta.* 212 : 112-118.
- Selvi F., Bigazzi Massimi M. 2001. Leaf surface and anatomy in Boraginaceae tribe Boragineae with respect to ecology and taxonomy. *Flora.* 196 : 269-285.
- Setzer W.N., Vogler B., Schmidt J.M., Leahy J.G., Rives R. 2004. Antimicrobial activity of *Artemisia douglasiana* leaf essential oil. *Fitoterapia.* 75(2) : 192-200.
- Sewelam N., Oshima Y., Mitsuda N., Ohme-Takagi M. A Step towards Understanding Plant Responses to Multiple Environmental Stresses: a Genome-wide Study. *Plant Cell Environ.* 2014. 37 (9): 2024-2035.
- Shi Y., Yan X., Zhao P., Yin H., Zhao X., Xiao H., Li X., Chen G., Ma X-F. 2013. Transcriptomic analysis of a tertiary relict plant, extreme xerophyte *Reaumuria soongorica* to identify genes related to drought adaptation. *Plos One.* 8 (5) : e63993.
- Silk W.K., Erickson R.O. 1979. Kinematics of plant growth. *J. Theor. Biol.* 76 : 481-501.
- Stebbins G.L. 1971. Chromosomal evolution in higher plants. Edward Arnold, London.
- Stocker O. 1972. Water- and photosynthesis-relations of desert-plants in the Mauritanian Sahara. III. Small shrubs, hemi-cryptophytes and grasses. *Flora.* 161 : 46-110.
- Taylor M.G., Simkiss K., Greaves G.N., Okazaki M., Mann S. 1993. An X-Ray absorption spectroscopy study of the structure and transformation of amorphous calcium carbonate from plant cystoliths. *Biol. Sci.* 252 : 75-80.
- Tsoukatou M., Vagias C., Harvala C., Roussis V. 2000. Essential oil headspace analysis of the maritime *Bombycilaena erecta* and *Otanthus maritimus* species growing wild in Greece. *Journal of Essential Oil Research.* 12 (3) : 360-364.
- Voesenek L.A.C.J., Rijnders J.H.G.M., Peeters A.J.M., van de Steeg H.M., de Kroon H. 2004. Plant hormones regulate fast shoot elongation under water. From genes to communities. *Ecologia.* 85 (1) : 16-27.
- Volk G.M., Lynch-Holm V.J., Kostman T.A., Goss L.J., Franceschi V.R. 2002. The role of druse and raphide calcium oxalate crystals in tissue calcium regulation in *Pistia stratiotes* leaves. *Plant Biol.* 4 : 34-45.
- Waisel Y. 1972. *Biology of Halophytes.* Academic Press, New York, USA, pp. 246-249.
- Wang X., Xiao H., Cheng Y., Ren J. 2016. Leaf epidermal water-absorbing scales and their absorption of unsaturated atmospheric water in *Reaumuria soongorica*, a desert plant from the northwest arid region of China. *Journal of Arid Environments.* 128: 17-29.
- Willis A. J., Jefferies R.L. 1963. Investigations on the water relations of sand-dune plants under natural conditions. In: *The Water Relations of Plants*, eds. Rutter A.J., Whitehead F.H. John Wiley and Sons, New York? pp. 168-189.
- Yan L., Li H., Liu Y. 2002. The anatomical ecology studies on the leaf of 13 species in *Caragana* genus. *J. Arid. Land Resour. Environ.* 16 (1) : 100-106.
- Yates S.A., Chernukhin I., Alvarez-Fernandez R., Bechtold U., Baeshen M., Baeshen N., Mutwakil M.Z., Sabir J., Lawson T., Mullineaux P.M. 2014. The temporal foliar transcriptome of the perennial C3 desert plant *Rhazya stricta* in its natural environment. *BMC Plant Biol.* 14 : 2-13.
- Yu M., Ding G., Gao G., Zhao Y., Sai K. 2018. Leaf temperature fluctuations of typical psammophytic plants and their application to stomatal conductance estimation. *Forest.* 9 : 1-13.
- Zhao P., Capella-Gutiérrez S., Shi Y., Zhao X., Chen G., Gabaldón T., Ma X.F. 2014. Transcriptomic analysis of a psammophyte food crop, sand rice (*Agriophyllum squarrosum*) and identification of candidate genes essential for sand dune adaptation. *BMC Genomics.* 15 : 872.

Надійшла до редакції
21.05.2021 р.

MANIFESTATION OF PHENOTYPIC PLASTICITY OF PSAMMOPHYTES UNDER ENVIRONMENTAL STRESSES

O. M. Nedukha

*Kholodnyi Institute of Botany
of the National Academy of Sciences of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)*

E-mail: o.nedukha@hotmail.com

The review presents literature data on phenotypic plasticity, including changes in morphology, anatomy and structure of aboveground organs of psammophytes, which help plants to adapt and function

НЕДУХА

normally in conditions of growth on sandy soils under environmental stress. Phenotypic plasticity of psammophytes is activated by strong sunlight, salinity, salt fog action, high soil and air temperatures, sandblasting of sandy soils and sea or river breezes. Attention is focused on the results of the study of next phenotypic features of psammophytes: leaf and cell size, formation of water-storing parenchyma, rolling of leaves, density of stomata and their depth into the epidermis, thickening of the cuticle and deposition of various crystalline or amorphous inclusions in tissues. The role of water-absorbing pore channels in the epidermis of vegetative aboveground organs in maintaining the optimal water balance of tissues is shown. Particular attention is paid to the signs that are involved in the starting of protective structural mechanisms against overheating of the leaves, as well as excessive cuticular and stomata transpiration. The results of physiological response of psammophytes to changes in the environment, in particular the activation of redox processes, to prevent oxidative damage in the leaf blades of psammophytes under stress conditions, are presented. These data indicate the prospects for further studies of structural and functional plasticity of psammophytes and the development of studies of genetic plasticity of these plants in order to preserve them in the conditions of climate change and anthropogenic pressure increasing.

Key words: *anatomical structure, leaves, psammophytes, stress, adaptation, drought, salinity*

ПРОЯВЛЕНИЕ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ПЛАСТИЧНОСТИ ПСАММОФИТОВ ПРИ ДЕЙСТВИИ СТРЕССОРОВ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Е. М. Недуха

*Институт ботаники им. Н.Г. Холодного
Национальной академии наук Украины
(Киев, Украина)
E-mail: o.nedukha@hotmail.com*

В обзоре представлены данные литературы по фенотипической пластичности, включая изменения морфологии, анатомии и структуры надземных органов псаммофитов, которая помогает растениям адаптироваться и нормально функционировать в условиях роста на песчаных почвах при стрессовых воздействиях окружающей среды. Фенотипическая пластичность псаммофитов активизируется при повышенном солнечном облучении, засолении, действии солевого тумана, высокой температуры почвы и воздуха, пескоструйной нестабильности песчаного грунта и морского или речного бриза. Внимание сосредоточено на результатах исследования фенотипических признаков: размерах листовых пластинок, формировании водозапасающей паренхимы, повышении сочности листьев, скручивании листовых пластинок, плотности устьиц и их погруженности в эпидермис, утолщении кутикулы и отложении различных кристаллических или аморфных включений. Показана роль водопоглощающих поровых каналов эпидермиса вегетативных надземных органов в поддержании оптимального водного баланса тканей. Особое внимание уделено показателям, которые задействованы в запуске защитных структурных механизмов от перегрева листьев, а также чрезмерной кутикулярной и устьичной транспирации. Представлены результаты физиологических ответов псаммофитов на изменения окружающей среды, в частности по активации окислительно-восстановительных процессов и антиоксидантной системы в условиях стресса. Представленные данные указывают на перспективы дальнейших исследований структурно-функциональной пластичности псаммофитов и необходимости исследований генетической пластичности этих растений с целью их сохранения в условиях климатических изменений и повышения антропогенного воздействия.

Ключевые слова: *анатомическая структура, листья, псаммофиты, стресс, адаптация, засуха, засоление*