

- 'Schwedleri' Nichols. – дерева заввишки до 20 м і з проекцією ажурної, широкопірамідальної крони до 10 м. Під час розпускання – листки яскраво-червоні, у другій половині літа зеленіють і стають блискучими. Жилкування листка і черешки залишаються пурпуровими. Восени крона темно-зелена. До недоліків можна віднести великий розмір дерева і втрату забарвлення листя в другій половині вегетації.
- 'Palmatifidum' – дерево до 20 м заввишки зі щільною кроною. Листки темно-зелені, глибоко розділені майже до основи на 5-7 лопатей, які, своєю чергою, теж достатньо глибоко надрізані і накривають сусідні лопаті своїми краями. Осіннє забарвлення – насичено жовте.
- 'Faassen's Black' – дерево заввишки до 15 м і з проекцією крони до 10 м. Пурпурові листки розміром до 15 см, під час розпускання – світло-червоні, пізніше яскравість забарвлення збільшується і вони стають блискучими, майже чорними, з пурпурно-фіолетовим відтінком. У молодому віці швидкорослий. Один з кленів із найбільш насиченим пурпуровим забарвленням листків. Під час спеки молоді пагони вкриваються борошнистою россою.

Обліковані екземпляри знаходяться в доброму стані й можуть бути використані як маточники для масового розмноження.

Висновки. Представлений літературний огляд стосується більше півтори сотні виділених таксонів, які репрезентують поліморфізм клена гостролистого. Інвентаризовано дев'ять декоративних відмін *Acer platanoides* L. у насадженнях м. Львова: 'Globosa' Nichols, 'Drummondii' Drum., 'Krimson king', 'Schwedleri' Nichols, 'Lorbergii' Vanhoutte, 'Palmatifidum', 'Faassen's Black', 'Erythrocarpum' та 'Microcarpa'. Запропоновано використання їх як маточників для подальшого розмноження. Обстежено стан та визначено біометричні показники облікованих екземплярів. Зважаючи на велику цінність та унікальність декоративних відмін клена гостролистого, необхідно ширше розгорнути роботи з їх дослідження, збереження, відтворення і раціонального використання.

Література

1. Заячук В.Я. Дендрологія : підручник [для студ. ВНЗ] / В.Я. Заячук. – Львів : Вид-во "Апріорі", 2008. – 656 с.
2. Колесников А.И. Декоративная дендрология. – Изд. 4-ое, [перераб. и доп.] / А.И. Колесников. – М. : Изд-во "Лесн. пром-сть", 1974. – 703 с.
3. Кучерявый В.А. Зеленая зона города / В.А. Кучерявый. – К. : Вид-во "Наук. думка", 1981. – 248 с.
4. Словник таксономічних назв деревних рослин / уклад. : А.І. Івченко, М.Й. Мазепа, Ю.А. Мельник та ін. / за ред. В.П. Кучерявого. – Львів : Вид-во "Світ", 2001. – 148 с.
5. Встовская Т.Н. Декоративные формы местных и экзотических видов клена, перспективных для первичного испытания в Сибири / Т.Н. Встовская. – Новосибирск : Акад. изд-во "Гео", 2010. – 84 с.
6. Бондорина И.А. Остролистные клены / И.А. Бондорина. [Электронный ресурс]. – Доступный с <http://www.drevo-spas.ru/publications/tips/plants-world/articles.html/id/171>.
7. Русская флористическая коллекция. Клён остролистный. [Электронный ресурс]. – Доступный с <http://www.rfc-online.ru/?page=40&art>.
8. Энциклопедия декоративных садовых растений Клен в саду. [Электронный ресурс]. – Доступный с http://www.flower.onego.ru/kustar/acer_isp.html.
9. Экологический центр "Экосистема". Клён остролистный. [Электронный ресурс]. – Доступный с <http://www.ecosystema.ru/08nature/trees/40.htm>.
10. Блюсюк Н.Л. Особливості поповнення колекції дендропарку Ботанічного Саду НЛТУ України / Н.Л. Блюсюк // Науковий вісник НЛТУ України : зб. наук.-техн. праць. – Львів : РВВ НЛТУ України. – 2010. – Вип. 20.13. – С. 28-33.

11. Собченко В.Ф. Морозо- та зимостійкість деяких деревних рослин / В.Ф. Собченко. [Електронний ресурс]. – Доступний з http://www.nbu.gov.ua/portal/chem_biol/nvnu/2009_135/svf.pdf.

12. Собченко В.Ф. Ситуативна стійкість кленів до низьких температур зимівлі в умовах Національного дендропарку "Софіївка" НАН України / В.Ф. Собченко // Науковий вісник НЛТУ України : зб. наук.-техн. праць. – Львів : РВВ НЛТУ України. – 2007. – Вип. 17.8. – С. 38-45.

13. Dendrologia online. *Acer platanoides* javor mléc. [Electronic resource]. – Mode of access <http://www.databaze.dendrologie.cz/index.php?menu=5&id=42>.

14. Hatch L.C. Cultivars of woody plants / L.C. Hatch // TGR Press. – North Carolina : Raleigh. – 2007. – Vol. 1, A-G. – 1031 p.

15. *Acer* (Genus). [Electronic resource]. – Mode of access http://www.zipcodezoo.com/Plants/A/Acer_platanoides/.

16. Santamour F.S. Checklist of cultivated Maples III *Acer platanoides* L. / F.S. Santamour, Jr., J. McArdle, A.J. McArdle // Journal of arboriculture. – Savoy : International society of arboriculture. – 1982. – Vol. 8 (9). – Pp. 241-246.

Файда В.О., Гречаник Р.М. Формовое разнообразие клена остролистного (*Acer platanoides* L.)

Представлено краткое литературное обозрение касательно формового разнообразия клена остролистного. Благодаря устойчивости к условиям урбанизированной среды, высоким декоративным свойствам и большому ассортименту ботанических форм, исследуемый вид занимает ведущее место в садово-парковом строительстве. Проведена инвентаризация и определены биометрические показатели ботанических форм клена остролистного в насаждениях города Львова.

Ключевые слова: клен остролистный, фенологическая форма, морфологическая форма, инвентаризация.

Fayda V.O., Hrechanyk R.M. Form variety of Norway maple (*Acer platanoides* L.)

There has been presented the short literature review of Norway maple (*Acer platanoides* L.) form variety. Researched species occupy principal place in landscaping due to outdoor weathering to urbanized environment conditions, high decorative properties and wide botanic forms assortment. There has been provided the inventory and determined parameters of Norway maple biometric form variety in stands of Lviv.

Keywords: Norway maple, phenological form, morphological form, inventory.

УДК 630:57.085.2:582.623.2

Доц. А.Ф. Ліханов, канд. біол. наук;
аспір. С.Ю. Білоус¹; А.А. Клюваденко², канд. с.-г. наук –
НУ біоресурсів і природокористування України, м. Київ

ГОРМОНАЛЬНА ІНДУКЦІЯ МОРФОГЕННИХ ПРОЦЕСІВ У КАЛЮСНИХ ТКАНИНАХ ОСИКИ (*POPULUS TREMULA* L.) IN VITRO

Встановлено, що на всіх типах живильних середовищах індукція калюсогенезу активніше відбувалась на фрагментах листових пластинок. Визначено, що в асептичному рослинному матеріалі осики зеленокорі форми на калюсогенному живильному середовищі калюс утворювався швидко після нетривалого періоду адаптації. З'ясовано, що найефективнішим індуктором калюсогенезу у різних типів експлантів осики є синтетичні регулятори росту 2,4-Д (1,5 мг·л⁻¹) і ТДЗ (0,5 та 1,0 мг·л⁻¹). Калюсна тканина осики формується з типових паренхімних клітин з тонкими целюлозо-

¹ Наук. керівник: проф. С.Б. Ковалевський, д-р с.-г. наук

² Завідувач проблемної лабораторії фітовірусології та біотехнології

ними або дещо здерев'янілими клітинними стінками. Морфогенез і диференціація клітин в аксілярних органах осики зеленокорі залежали від вертикального та латерального градієнта регуляторів росту. На фоні підвищення в експлантах листків концентрації екзогенних і ендогенних гормонів ауксинового типу в калюсних тканинах активізувався синтез калози та прискорювався процес лігніфікації клітинних стінок, окрім цього, спостережено інтенсивну диференціацію паренхімних клітин у трахеїдоподібні елементи, або гідроцити, які за просторовою організацією і анатомічною будовою відрізняються від клітин провідної системи.

Ключові слова: осика зеленокорі форми, експлант, гормони, калюс, клітина

Зменшення лісових ресурсів на фоні загального зростання потреб промисловості, сільського господарства та біоенергетики у якійсній деревині обумовлюють збільшення попиту на швидкорослі деревні рослини. Однією з перспективних порід у цій категорії є осика (*Populus tremula* L.) зеленокорі форми, яка характеризується швидким ростом та стійкістю до збудників серцевинної гнилі. Створення лісових плантацій осики є однією з актуальних завдань сьогодення, що потребує наукового обґрунтування одержання якісного садивного матеріалу. З активним розвитком інноваційних біотехнологій стає можливим прискорювати процес розмноження деревних рослин та тримувати за короткий час потрібну кількість оздоровленого і життєздатного садивного матеріалу. В основі культури клітин, тканин і органів, зокрема і клонального мікророзмноження, лежить морфогенез [3, 7]. У культурі калюсних тканин морфогенезом називають виникнення організованих структур із неорганізованої маси клітин [12, 13].

Отримання морфогенного калюсу і подальша регенерація рослин – невід'ємна частина багатьох біотехнологій мікротонального розмноження. Однак досі одним із чинників, що обмежує широке впровадження біотехнологій у генетико-селекційний процес, є відсутність ефективних, добре відтворювальних методик масової регенерації рослин із клітинних ліній та розуміння механізмів морфогенезу, як комплексу морфологічних процесів, що відбуваються в калюсній тканині [1, 2, 4]. Наявні в регенераційному середовищі регулятори росту (їх тип, концентрація і співвідношення) є основними індукторами, що сприяють адвентивному органогенезу під час регенерації з калюсних культур. Зміна умов живлення, існування, функцій спричиняє формування в умовах *in vitro* адаптованої до відмінних від умов *de novo* біологічної системи з характерними молекулярно-біологічними особливостями. Маніпулюючи згаданими факторами, можна регулювати механізми реалізації морфогенетичного потенціалу клітинами експлантату, спрямовуючи розвиток експлантатів на формування органів чи дедиференціацію [1].

Осика, як і більшість деревних видів, належить до групи гормонозалежних об'єктів культивування *in vitro*. Тому добір оптимальної концентрації певних фітогормонів, які входять до складу живильного середовища, є одним із ключовим етапів роботи з культурою осики.

Мета досліджень – визначення оптимальних умов індукції калюсогенезу *in vitro* та вивчення особливостей впливу екзогенних гормональних стимулів на диференціацію клітин, і процеси непрямого морфогенезу в калюсних культурах осики.

Матеріали і методи. Експлантатами, на яких отримували первинні калюси слугували асептичні фрагменти стебел, черешки (1-1,5см), висічки листкових пластинок (1 см²) рослин осики зеленокорі форми, культивованих в умовах *in vitro*. Для індукції калюсогенезу вихідні експланти поміщали на агаризоване живильне середовище, за основу якого було взято середовище МС [14] з додаванням різної концентрації екзогенного ауксину 2,4-Д та цитокініну ТДЗ (0,5-2,0 мг·л⁻¹), для прямої регенерації пагонів з листкових пластин додавали ТДЗ у концентрації (0,2-1,0 мг·л⁻¹). Експланти поміщали на ЖС апікальною стороною, внаслідок чого калюс утворювався більш інтенсивно, це пов'язано з фізіологічною полярністю рослини. Отримані таким чином калюси висаджували на морфогенні середовища МС з додаванням до їх складу кінетину, БАП та ТДЗ (0,25-1,0 мг·л⁻¹) та базове МС для стимуляції непрямого морфогенезу та регенерації з них мікропагонів [1].

Пасажування калюсних культур проводили кожні 30-35 діб. Маса трансплантату, що становила 2 г культивували в культуральному посуді з 20 мл живильного середовища. Експеримент з утворення калюсу та активної проліферації клітин проводили в термостаті без освітлення (t=24^{±2}°C) та в культуральній кімнаті за температурою 24^{±2}°C, вологістю повітря 70 %, освітленням 3-4 тис. Лк., 16-годинним фотоперіодом. Під час введення рослин в культуру, приготування ЖС, вирощування та пасажування мікророслин дотримувались загальноприйнятих методик [4-6, 8]. Гістохімічні та цитологічні дослідження рослин проводили на мікропрепаратах товщиною 10-12 мкм. Фрагменти вегетативних органів, калюсні тканини 24 год фіксували розчином Чемберлена (70 % етиловий спирт – формалін – льодяна оцтова кислота – 90:5:5) [12], далі проводили дегідратацію матеріалу та просочували його парафіном. Зрізи готували на санному мікромомі. Диференціальне фарбування рослинних тканин проводили сафраніном – водним синім [13]. Відкладення оксалату кальцію визначали методом темного поля. Флуоресценцію клітинних стінок вивчали на мікроскопі Axioscope A1 Carl Zeiss з використанням оптичних фільтрів. Локалізацію відкладень калози визначали за її люмінесценцією з аніліновим голубим (розбавлення 1: 1000, фарбування – 10 хв). Фотодокументацію отриманих результатів і цифрову обробку даних виконували за допомогою спеціалізованого програмного забезпечення AxioVision 40V Carl Zeiss.

Результати дослідження. Під час культивування експлантів осики зеленокорі *in vitro* через 3-4 тижні відбувалось формування калюсу, яке залежало від типу експланту, складу живильного середовища та умов культивування [1]. Після 1 тижня культивування було спостережено набухання ізольованих частин та незначні деформації листкових пластинок по краях. У місцях, де були зроблені насічки, спостерігали змінення забарвлення листків з зеленого на зеленувато-біле. У місцях поранення спостережено утворення первинного калюсу. Через 3-5 тижнів листкові та стеблові експлантати утворювали первинний калюс по всій площині.

Візуальний аналіз калюсних культур осики зеленокорі протягом кількох пасажів дав змогу виявити відмінності у морфологічному розвитку тка-

нин залежно від їх перебування на світлі або у темряві. Формування калюсних культур на ЖС з різним співвідношенням регулятора росту 2,4-Д ($0,5-2,0 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$) в умовах термостату (без доступу світла) відбувалося однотипно. Отриманий калюс мав пухку, дещо оводнену структуру, яка легко розпадалась на окремі жовто-білого забарвлення (калюсна культура I типу) Тоді як ізольовані частини, що культивували на ЖС з додаванням ТДЗ ($0,5-2,5 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$) та ($1,5 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$) 2,4-Д, на світлі утворювали щільний калюс зеленуватого кольору (калюсна культура II типу) (рис. 1, б). [1].

У ході досліджень ми встановили, що індукція калюсогенезу на фрагментах листових пластинок, на відміну від стеблових експлантів, відбувалась активніше на всіх ЖС, як за частотою, так і за часом (рис. 1, а-в). Калюсну культуру I типу (після 2-3 тижнів культивування у темряві) переносили на світло та культивували на ЖС з додаванням ТДЗ ($0,2, 0,5, 1,0, 1,5 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$), 6-БАП ($0,5-1,0 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$) та кінетину (КІН) ($0,25-0,5 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$). У аналогічних умовах культивували калюс II типу. Після перенесення калюсів (I та II типу) на морфогенні ЖС через 1-2 тижні культивування спостерігали утворення щільних зелених структур. За умов подальшого культивування морфогенний калюс утворювався в усіх варіантах досліджу, проте частота його формування була різною (рис. 1, г-е).

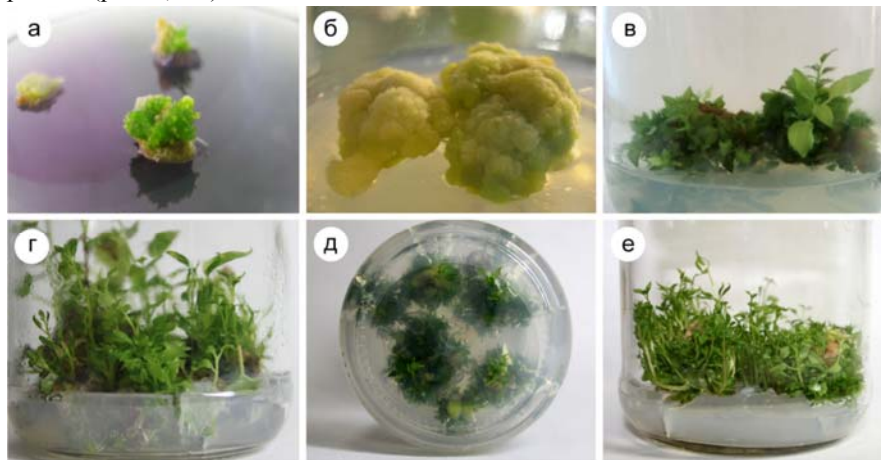


Рис. 1. Етапи непрямого морфогенезу та утворення рослин-регенерантів осики зеленокорі in vitro: а) активація синтезу хлорофілу в морфогенних зонах калюсних експлантів осики; б) морфогенний калюс, отриманий з листових експлантів; в) регенерація мікропагонів з калюсних тканин осики (2 пасаж); г, д, е) утворення мікропагонів осики шляхом непрямого морфогенезу (3 пасаж)

У наших попередніх дослідженнях було показано, що з усіх випробуваних нами екзогенних гормонів найактивнішим індуктором калюсогенезу у різних типів експлантатів осики був 2,4-Д ($1,5 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$) і ТДЗ ($0,5$ та $1,0 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$).

На гормональних живильних середовищах експлантати осики зеленокорі виявили високу чутливість до регуляторів росту ауксинового типу. Після нанесення насічок на листові пластинки та перенесення їх на живильне середовище МС за 14 діб на дистальному кінці черешка листка було зафіксовано початок формування калюсної тканини (рис. 2).

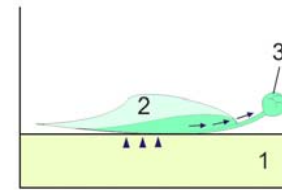


Рис. 2. Транспорт екзо- та ендогенних ауксинів та ініціація утворення калюсної тканини in vitro на базальній частині черешка листка осики зеленокорі: 1) гормональне живильне середовище; 2) листок; 3) калюс (стрілками показано напрямок руху ауксинів)

Калюсогенез визначили активним наростанням щільної за консистенцією паренхіматозної тканини зеленуватого кольору. Заслуговує на увагу факт ініціації формоутворення калюсу на черешку, який знаходився поза зоною прямого контакту з живильним середовищем. Тобто, гормональна стимуляція проліферації клітин відбувалась у тканинах черешка за умов базипетального транспорту стимуляторів росту ауксинового типу від живильного середовища, через васкулярну систему бічних жилок другого і третього порядків у центральну жилку і далі до кінцевої (базальної) частини черешка, де утворювалась калюсна тканина.

Гістологічний аналіз тканин черешка осики зеленокорі показав, що формування калюсів у черешках має чітко визначену зональність. Найактивніша зона поділу клітин черешка знаходилась у паренхімі кори (рис. 3, в). Щільно притиснутою одна до одної клітини характеризувались густо оксифільною цитоплазмою. Тканини первинного калюсу навколо провідних пучків характеризувались скупченням дрібних клітин з високими показниками об'ємного співвідношення ядро/цитоплазма (N/C). У латеральній і дистальній зонах черешка виявлялась тенденція до збільшення об'ємних показників цитоплазми. Ми встановили, що характер просторової орієнтації клітин в тканинах калюсу мав значні варіації від безструктурної маси до чітко організованих прошарків клітин з синхронізованими у часі клітинними циклами. Клітини епідермісу в базальній калюсогенній зоні черешка поступово лігніфікувались, їх клітинні оболонки ставали товстими. Внаслідок нерівномірного відкладення біополімерів на внутрішніх стінках і активної проліферації клітин кори епідерма піддавалась облітерації, а її клітини просочувались суберином і втрачали протопласт. Установлена нами трансформація епідермісу є проявом захисної реакції листків осики до стресових чинників. У калюсі корової зони виявлено формування морфогенних зон. За принципом організації первинні морфогенні структури мали типові тканиноспецифічні ознаки, які характерні для адвентивних коренів. У калюсі черешків було виявлено також гормональну індукцію диференціації і тканинної спеціалізації паренхімних клітин у трахеальні елементи. У калюсах ці елементи були значно коротшими за трахеїди стебла і черешків. У васкулярній системі вони представлені елементами з кільчастими, спіральними та дробинчастими потовщеннями, які дають яскраву флуоресценцію у зеленому спектрі. В умовах *in vitro* ми виявили значне збільшення загальної кількості ідіобластів, які містять фенольні сполуки, не розчинні у етиловому спирті, бутанолі і ксилолі.

Крім цього, в тканинах черешків, що знаходились в умовах гетеротрофного живлення *in vitro*, спостерігалась активізація процесу відкладення

сполук оксалату кальцію у вигляді сферичних друз розміром 18-25 мкм. Солі кальцію накопичувались, переважно, у клітинах паренхіми первинної кори уздовж волокон. Дослідження тканин методом темного поля показали, що у звичайних умовах в протопластах ідіобластів формується один сферичний кристал. Проте в культурі *in vitro* кількість друз збільшувалась до двох-трьох. Підвищення загального пулу відкладів органічних сполук кальцію може вказувати на значне підсилення дегідратації аскорбінової кислоти до дегідроаскорбінової з подальшим її розкладенням до щавелевої кислоти. Відомо, що її значні концентрації в клітинах є токсичними для рослинного організму, тому нейтралізація щавелевої кислоти кальцієм – важливий механізм нормалізації фізіологічних процесів в умовах стресу. У луб'яних волокнах також зафіксовано відкладення кальцію, проте в цих структурах вони представлені рафідами (поодинокими призматичними кристалами). У темному полі кристали виявляються через яскраве світіння. Незначні відкладення оксалату кальцію у формі невеликих кристалів також знайдені у міжклітинниках паренхіми кори.

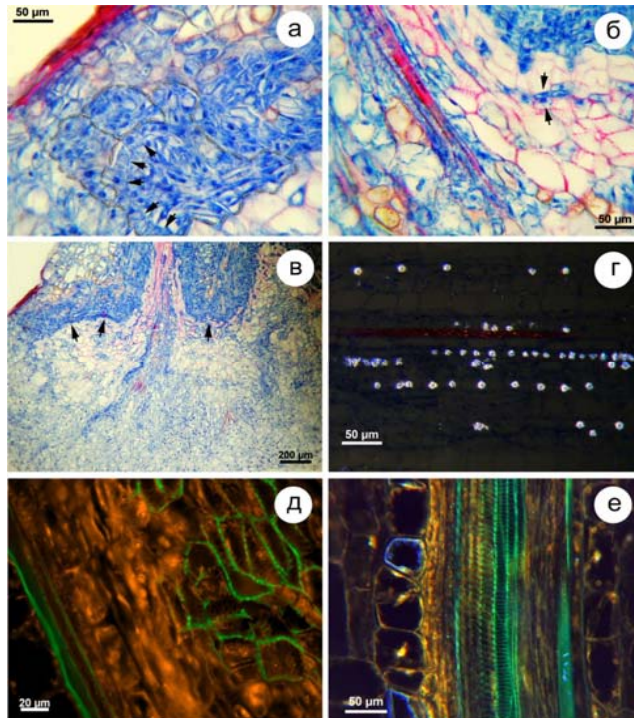


Рис. 3. Структурно-функціональна трансформація тканин черешка осики (зеленокорі форми) в процесі калюсогенезу на гормональному живильному середовищі *in vitro*: а) диференціація зон клітин, які утворюють адвентивні корені; б) активна проліферація клітин у калюсі; в) зони активного поділу клітин і утворення калюсу; г) локалізація друз у клітинах черешка; д) люмінесценція калюзи (зелений колір) і цитоплазми (червоний колір) у диференційованих клітинах калюсу; е) будова провідної системи в тканинах черешка листка

У калюсогенній зоні черешка інтенсивна проліферація клітин супроводжується розтягненням, їх здерев'янінням і формуванням вторинних потовщень у вигляді пор від супротивних до чергових, що не характерно для трахейд черешка, де пори розташовані лише супротивно. Варто зазначити, що трахеальні елементи, які утворились з клітин калюсу, не мають вираженої прозенхимної структури. Їх розташування у тканині дещо хаотично і має характер нагромадження, що безумовно значно ускладнює можливість виконання трахеїдами основної транспортної функції (рис. 3).

Розтягнення клітин супроводжується синтезом і відкладенням на клітинних стінках калози і лігніну. Відкладення калози виявляють аніліновим синім, який має здатність до флуоресценції з максимум емісії у зеленому спектрі. За інтенсивністю флуоресценції в тканина чітко визначається просторова детермінованість синтезу β -(1→3)-глюкану, яка може бути пов'язана з особливостями базипетального транспорту регуляторів росту від тканин мезофілу по клітинах флоєми і далі латерально до суміжних тканин первинної кори, зокрема екстраксілярних волокон, і ксилеми (рис. 3, д). У випадку стимуляції калюсогенезу в умовах *in vitro* цей процес є більш вираженим, а градієнт розподілу регуляторів росту в тканинах визначається за інтенсивністю флуоресценції клітинних оболонок (рис. 4).

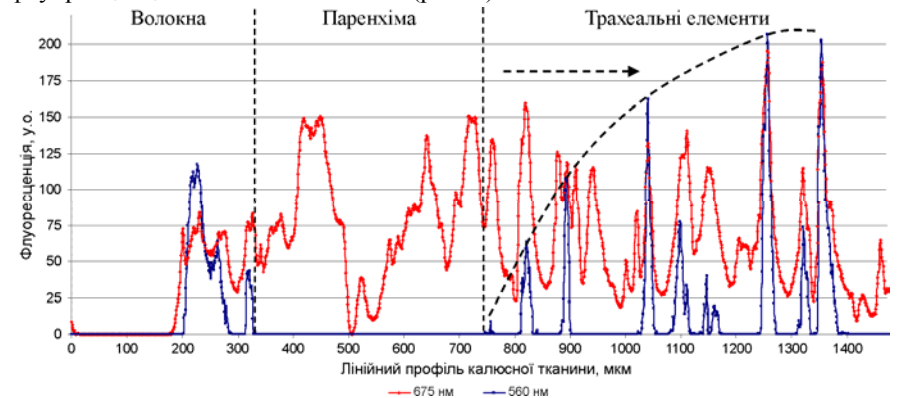


Рис. 4. Лінійний профіль флуоресценції клітин морфогенного калюсу осики (зеленокорі форма)

Відомо, що процес калюсогенезу значною мірою регулюється гормонами ауксинової природи [13]. Регулятори росту посилюють розтягнення клітин і підвищують активність кислих пероксидаз, які приймають участь у формуванні вторинних клітинних стінок, зшиванні монолігнолів і утворенні компонентів М-лігніну. Ступінь розтягнення клітин залежить від розподілу і градієнту концентрації регулятора росту ауксинової природи. У напрямку від периферії до межі розділення тканин паренхіми і трахеальних елементів розтягнення клітин описується лінійною функцією (рис. 5).

Очевидно, що в створених умовах висока концентрація гормонів ініціює проліферацію клітин, але не активізує утворення вторинних оболонок у клітинних стінках. Клітини по яких рухаються регулятори росту визначаються тонкими стінками і густою цитоплазмою. Водночас, у трахеальних еле-

ментах тривалий час зберігаються ядра з ядерцями. Деякі клітини виявляються двоядровими, що пов'язано з каріокінезом без цитокінезу – однією з варіацією клітинного циклу, яка є характерною для деяких типів рослинних клітин, наприклад, тапетуму мікроспорангіїв. Отже, морфогенні процеси та диференціація клітин у аксілярних органах залежать від напряму міжклітинного вертикального та латерального транспорту регуляторів росту. За умов виникнення градієнта концентрації гормону складаються передумови для синтезу в клітинах калюсу лігніну і калози.

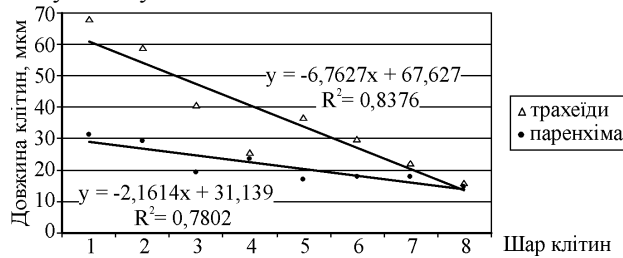


Рис. 5. Залежність інтенсивності розтягнення клітин калюсу черешка осики (зеленокорой форми) від їх просторового положення

Асептичний рослинний матеріал осики під час введення в культуру *in vitro* на калюсогенне живильне середовище, після нетривалого періоду адаптації, утворює калюс. Калюсна тканина складається з типових паренхімних клітин, для яких характерні тонкі целюлозні або дещо здрев'янілі клітинні стінки, іноді просочені лігніном. Початок диференціації калюсних тканин експлантів супроводжувався утворенням гістохімічно гетерогенних зон, у яких клітини мали різні структурні відмінності. Заслуговує на увагу той факт, що більшість неморфогенних калюсних тканин поступово диференціюється на зовнішні та внутрішні шари тканин. Зовнішній шар зазвичай представлений більш вакуоляризованими клітинами, котрі з часом облітеруються, втрачають протопласт, а їхні клітинні стінки просочуються суберином. Під тиском активно проліферуючої паренхімної маси шар облітерованих клітин розривається. Підлеглі клітини мають більш організовану структуру, яка за будовою подібна до протодерми. На її зовнішніх, товстіших клітинних оболонках відкладають компоненти лігніну. Антиклінальні та внутрішні тангентальні стінки залишаються тонкими. Внутрішні шари клітин створюють гетерогенні структури, що пов'язано з початком диференціації калюсних тканин і утворенням меристемоїдних структур, які є основою для формування адвентивних бруньок, з яких розвиваються молоді пагони осики.

Висновки. Встановлено, що асептичний рослинний матеріал осики (зеленокорой форми) і введенні в культуру *in vitro* на калюсогенне живильне середовище утворює калюс після нетривалого періоду адаптації.

Визначено, що індукція калюсогенезу на фрагментах листових пластинок, на відміну від стеблових експлантів, відбувалась активніше на всіх живильних середовищах.

Калюсна тканина складається з типових паренхімних клітин, для яких характерні тонкі целюлозні або дещо здрев'янілі клітинні стінки, іноді просочені лігніном.

Морфогенез і диференціація клітин у аксілярних органах осики зеленокорой залежали від вертикального та латерального градієнтів в тканинах регуляторів росту. На фоні підвищення концентрацій екзогенних і ендогенних гормонів ауксинового типу в калюсних тканинах активізувався синтез калози та прискорювався процес лігніфікації клітинних стінок, окрім цього, відзначено інтенсивну диференціацію паренхімних клітин у трахеїдоподібні елементи, або гідроцити, які за просторовою організацією і анатомічною будовою відрізняються від клітин провідної системи.

Література

1. Білоус С.Ю. Особливості калюсогенезу *Populus tremula* L. в культурі *in vitro* / С.Ю. Білоус // Науковий вісник НЛТУ України : зб. наук.-техн. праць. – Львів : РВВ НЛТУ України. – 2012. – Вип. 22.10. – С. 19-25.
2. Бавол А.В. Вплив тіазаурону на процеси морфогенезу в культурі *in vitro* м'якої пшениці / А.В. Бавол, О.В. Дубровна, І.І. Лялько, М.О. Зінченко // Физиология и биохимия культурных растений : науч.-теорет. журнал. – 2011. – Т. 43, № 5. – С. 412-418.
3. Бутенко Р.Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений / Р.Г. Бутенко. – М. : Изд-во "Наука", 1964. – 272 с.
4. Катаева Н.В. Клональное микроразмножение растений / Н.В. Катаева, Р.Г. Бутенко. – М. : Изд-во "Наука", 1983. – 96 с.
5. Кушнір Г.П. Мікроклональне розмноження рослин, теорія і практика / Г.П. Кушнір, В.В. Сарнацька. – К. : Вид-во "Наук. думка", 2005. – 270 с.
6. Мельничук М.Д. Біотехнологія рослин : підручник [для студ. ВНЗ] / М.Д. Мельничук, Т.В. Новак, В.А. Кунах. – К. : Поліграфконсалтинг, 2003. – 520 с.
7. Митрофанова І.В. Соматичний ембріогенез та органогенез як основа біотехнології отримання і збереження багаторічних садових культур.) : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук: спец. 03.00.20 – "Біотехнологія" / І.В. Митрофанова. – Ялта, 2007. – 35 с.
8. Мусієнко М.М. Біотехнологія рослин / М.М. Мусієнко, О.О. Панюта : навч. посібн. – К. : ВПЦ "Київський університет", 2005. – 114 с.
9. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. – Изд. 4-ое, [перераб. и доп.]. – М. : Агрпромиздат, 1988. – 271 с.
10. Полевой В.В. Физиология растений : учебн. [для студ. ВУЗов] / В.В. Полевой. – М. : Изд-во "Высш. шк.", 1989. – 464 с.
11. Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей / Г.Г. Фурст. – М. : Изд-во "Наука", 1979. – С. 40-65.
12. Шевелуха В.С. Сельскохозяйственная биотехнология / В.С. Шевелуха, Е.А. Калашникова, С.В. Дегтярев и др. / под ред. В.С. Шевелухи. – М. : Изд-во "Высш. шк.", 1998. – 416 с.
13. Шевелуха В.С. Сельскохозяйственная биотехнология / В.С. Шевелуха, Е.А. Калашникова, Е.З. Кочиева и др. / под ред. В.С. Шевелухи. – Изд. 3-е, [перераб. и доп.]. – М. : Изд-во "Высш. шк.", 2008. – 710 с.
14. Murashige T.A. revised medium for rapid, growth and bioassays with tobacco tissue culture / T. Murashige, F. Scoog // Physiol. plantarum. – 1962. – Vol. 15, № 3. – 473 p.

Лиханов А.Ф., Білоус С.Ю., Ключащенко А.А. Гормональная индукция морфогенных процессов в каллюсных тканях осины (*Populus tremula* L.) *in vitro*

Установлено, что на всех типах питательных сред индукция каллюсогенеза активнее происходила на фрагментах листовых пластинок. Определено, что в асептическом растительном материале осины зеленокорой на каллюсогенной питательной среде каллус образовывался быстро после непродолжительного периода адаптации. Выяснено, что наиболее эффективным индуктором каллюсогенеза у разных типов эксплантов осины являются синтетические регуляторы роста 2,4-Д (1,5 мг·л⁻¹) и ТДЗ (0,5 и 1,0 мг·л⁻¹). Каллюсная ткань осины формируется из типичных паренхимных клеток с тонкими целлюлозными или несколько одеревеневшими клеточными стенками. Морфогенез и диф-

ференциация клеток в аксилярных органах осины зеленокорой зависели от вертикального и латерального градиента регуляторов роста. На фоне повышения у эксплантов листьев концентраций экзогенных и эндогенных гормонов ауксинового типа в каллусных тканях активизировался синтез каллозы и ускорялся процесс лигнификации клеточных стенок, кроме того, отмечена интенсивная дифференциация паренхимных клеток в трахеидоподобные элементы, или гидроциты, которые по пространственной организации и анатомическому строению отличаются от клеток проводящей системы.

Ключевые слова: осина зеленокорая, эксплант, гормоны, каллус, клетка.

Lihanov A.F., Bilous S.Yu., Klyvadenko A.A. Hormonal induction of morphogene processes in callus tissues of aspen (*Populus tremula* L.) *in vitro*

The callusogenesis induction was in progress more active on the fragments of leaflets in all types of nutrient media. The callus formed fast after short adaptation period in aseptical plant material of aspen green-bark form in callusogene nutrient medium. The most active inducer of callusogene in different types of aspen's explants are synthetic growth regulators 2,4-D ($1.5 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$) and TDZ (0.5 and $1.0 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$). Callus aspen's tissue formed from typical parenchyma cells with thin cellulose or slightly stiffened cell walls. Morphogenesis and differentiation of cells in axillary organs of aspen green-bark form dependent on vertical and lateral gradient of growth regulators. When the concentrations of exogenous and endogenous hormones of auxin type increased in leaf explants, callose synthesis activated in callus tissue and the lignification of cell walls accelerated. We observed intense differentiation of parenchyma cells in tracheid look like elements or hydrocits which differ from the cells of conduction system by spatial organization and anatomical structure.

Keywords: aspen green-bark form, an explant, the hormones, a callus, a cell.

УДК 581:582.475.2*477.8

Аспір. Р.І. Мандзюк;

проф. М.М. Гузь, д-р с.-г. наук – НЛТУ України, м. Львів

**СУЧАСНИЙ СТАН І НАСІННА ПРОДУКТИВНІСТЬ ДЕРЕВ
МАЛОПОШИРЕНИХ ВИДІВ РОДУ ЯЛИЦЯ
У ЗАХІДНОМУ РЕГІОНІ УКРАЇНИ**

Наведено аналіз поширення інтродукованих видів *Abies* Mill. у Західному регіоні України. Встановлено насінний потенціал дерев та показники посівної якості насіння. Проведено оцінку засухостійкості та зимостійкості інтродукованих видів ялиць. Дослідження підтвердили перспективи використання у Західному регіоні України малопоширених видів роду ялиця в озелененні населених пунктів.

Ключові слова: рід ялиця, генотип, інтродукція, вид, озеленення.

На сьогодні важливим завданням сучасного зеленого будівництва є впровадження у культуроценози нових, декоративно цінних рослин, які мають вагоме архітектурне та культурно-побутове значення. Збагачення видового складу новими швидкорослими, адаптованими до антропогенного впливу рослин є одним із важливих шляхів покращення стану озеленення міст і населених пунктів. Серед інтродукованих хвойних видів, які використовуються в озелененні, чільне місце займають ялиці.

До роду Ялиця належить близько 50 видів деревних рослин, що зростають переважно у помірній зоні Північної півкулі. Ялиці є цінними лісогосподарськими породами. Вони утворюють густі темні ліси в горах Північної Африки, Середньої Європи, Кавказу, Середньої Азії та Північної Америки [1, 3, 6-7]. Окрім цього, ялиці є високодекоративними видами, які достатньо широко представлені в зелених насадженнях багатьох країн. Чимало видів цього

роду в різний час було інтродуковано в Україну. Значна кількість інтродуцентів роду *Abies* Mill. трапляються у різноманітних об'єктах озеленення, багато видів зібрано в колекціях ботанічних садів і парків нашої країни [2]. При цьому найбільше видове різноманіття ялиць притаманне Західному регіону України, де найбільш сприятливі умови для їх росту і розвитку. Усього в регіоні пройшло апробацію 19 видів та 12 форм ялиць протягом останніх 100 років. Більшість цих культиварів були проваджені у 50-70-ті роки минулого століття [2, 12].

Об'єктами наших досліджень були рідкісні та найбільш декоративні види ялиць, які є малопоширені у садово-парковому господарстві та відсутні у лісовому господарстві регіону: *Abies pinsapo* Boiss., *Abies concolor* Lindl., *Abies balsamea* Mill., *Abies koreana* Wils., *Abies cephalonica* Loud., *Abies cilicica* Carr., *Abies grandis* Lindl., *Abies lasiocarpa* Nutt., *A. holophylla* Maxim., *A. nordmanniana* Sprach. Дослідження проводили за загальноприйнятими в інтродукції методами [4, 8, 10, 11].

Abies pinsapo Boiss. – це дерево висотою до 25-30 м і діаметром стовбура до 1 м. Гілки дерева – тверді, вкриті короткими, дуже жорсткими та колючими голками сріблясто-блакитного кольору. В умовах ареалу (гори Сьєрра-Невада на півдні Іспанії) тривалість життя сягає до 300 років. Рекомендують його для одиноких посадок на відкритій місцевості. У Європі культивується з XIX ст. В Україні інтродуковано з 1843 р. Нікітським ботанічним садом. Сьогодні набуло широкого застосування в зеленому садівництві. Як паркова порода поширена на Південному березі Криму. Поодинокі трапляється в парках Києва, Львова, Полтави та інших міст. На території Західного регіону України ялицю іспанську ми виявили у ботанічному саду Львівського національного університету ім. Івана Франка (одне дерево, насінненість не спостерігалось). У Гермаківському дендропарку (Тернопільська обл.) виявлено п'ять дерев, з них три дерева декоративної форми *A. pinsapo* "Glauca". Ці дерева інтродукував в 1956 р. заслужений лісівник України Микола Григорович Денека – засновник дендропарку. Деревина є здоровою, з добре розвиненими кронами, не виявлено ознак пошкодження. Вони є основним джерелом заготівлі насінної сировини в регіоні. Вік дерев становить 45-50 років. Деревина насіннює з періодичністю 2-3 роки. Насінна продуктивність цих дерев – 80-100 кг свіжозібраних шишок. Середній вихід насіння із шишок – 7-8 % або 6,5-8,5 кг насіння. Маса 1000 шт. насіння – 42,4 г. Грунтова схожість насіння становить 1-2 %. Природне поновлення дерев цього виду нами не виявлено.

Abies concolor Lindl. – одна з найкрасивіших ялиць, природно росте в горах західної частини Північної Америки. Потужне дерево висотою 30-60 м із широкою конічною короною. Хвоя є значно довшою, ніж в інших видів (5-6 см), із запахом лимона, блакитного забарвлення з обох сторін, що і визначає її видову назву. *A. concolor* найбільш витривала до несприятливих факторів зовнішнього середовища. Добре переносить умови міста. Високі декоративні якості ялиці одноколірної найкраще виявляються за умови одиночному розміщенні і в невеликих групах. Трапляється у дендропарках і ботанічних