

УДК: 635.952.2:581.4+581.1

## Морфолого-анатомічні та фізіолого-біохімічні ознаки адаптації *Pittosporum tobira* (Thunb.) W.T.Aiton та *P. heterophyllum* Franch. до рівня освітлення

Л.І.Бойко, О.М.Зубровська

Досліджено анатомо-морфологічні та фізіолого-біохімічні ознаки адаптації листка, як найбільш екологічно чутливого органа, у видів *P. tobira* та *P. heterophyllum*, що вирощувалися в різних за ступенем освітлення зонах оранжерейного комплексу (1 зона – рівень освітленості 100–300 лк; 2 зона – 3000–7000 лк та 3 зона – більше 10 тис. лк). Виявлено структурні морфо-анатомічні адаптації, що проявлялися у зростанні ксероморфності листової структури (потовщення листка, адаксіальної епідерми та стовбчастої паренхіми, зростання щільності опушення) в умовах високого рівня інсоляції. За низького рівня освітлення у рослин обох видів зменшувалася товщина листової пластинки, що відбувалося переважно за рахунок мезофілу, а саме скорочення кількості шарів стовбчастої паренхіми і розмірів самих клітин. Знайдено міжвидові відмінності вмісту фотосинтезуючих пігментів у обох досліджуваних видів. Загальною тенденцією у рослин, що знаходилися в умовах низького рівня освітленості, було зменшення вмісту хлорофілу *a*, тоді як концентрація хлорофілу *b* в листках рослин збільшувалася як при затіненні, так і при високій інсоляції. Результатом адаптації фотосинтетичного апарату рослин *Pittosporum*, що нормалізує його функціонування, є зниження індексу хлорофілів як за умови затінення, так і інтенсивної сонячної радіації. Максимум визначено в діапазоні 3–7 тис. лк. Такий світловий режим є оптимальним для рослин досліджених видів. Виявлене зменшення індексу пігментів у листках *P. heterophyllum* розглядаємо як адаптивну реакцію більш світлолюбних видів роду на їх тіньове утримання. Вивчено залежність активності пероксидази у листках *Pittosporum* від рівня освітленості. Адаптивні реакції проявлялися у зміні фракційного складу пероксидази в листках рослин дослідних видів за різних умов вирощування. Отримані результати по активації та інактивації ферментативної активності вільної та іонно-зв'язаної з клітинною стінкою пероксидази є інформативними для використання їх в якості додаткового діагностичного показника ступеню стресорності рослин інтер'єрів. Встановлено, що адаптивні зміни у досліджених рослин детерміновано походженням видів та їх еколого-біологічними особливостями.

**Ключові слова:** адаптація; *Pittosporum tobira*; *Pittosporum heterophyllum*; ступінь освітлення; листові пластинки; морфологія; анатомія; пігменти; пероксидаза.

## Morphological, anatomical, physiological and biochemical adaptations of *Pittosporum tobira* (Thunb.) W.T.Aiton and *P. heterophyllum* Franch. to the illumination level

L.I.Boyko, O.M.Zubrovskya

Anatomical, morphological, physiological and biochemical adaptations of leaf as the most ecologically sensitive organ in the species *P. tobira* and *P. heterophyllum*, grown in the zones of greenhouse complex with different degree of illumination (1 zone – the level of illumination is 100–300 lx, zone 2 – 3000–7000 lx, and zone 3 – more than 10 thousand lx.) were studied. We revealed the structural morphological and anatomical adaptations, which manifested in the increase of leaf structure xeromorphy (thickening of the leaf, adaxial epidermis and columnar parenchyma, increasing pubescence density) under conditions of high insolation. With a low level of illumination in plants of both species, the thickness of the lamina decreased, mainly due to the mesophyll – the number of layers of the columnar parenchyma and the size of the cells reduced. Interspecific differences in the content of photosynthetic pigments in both species studied were found. A common trend in plants under low light conditions was decrease of chlorophyll *a* compared with the control, whereas the concentration of chlorophyll *b* in the leaves of plants increased with shading and high insolation. The result of the adaptation of the photosynthetic apparatus of *Pittosporum* plants, which normalizes its functioning, is a decreasing chlorophyll index both during shading and intense solar radiation. The maximum is determined in the range of 3–7 thousand lx. Such light regime is optimal for plants of the species studied. The observed decreasing pigment index in *P. heterophyllum* leaves is considered as an adaptive response of more light-loving species of the genus to their cultivation in the shade. The dependence of the peroxidase activity in *Pittosporum* leaves on the illumination level was studied. Adaptive reactions manifested in changes of peroxidase fractional composition in the leaves of the plants grown in different conditions. The obtained results on the activation and inactivation of the enzymatic activity of free and cell wall-associated peroxidase are interesting for using as an additional diagnostic indicator of stress degree for the plants of the interiors. It was

established that adaptive changes in experimental plants were determined by the origin of species and their ecological and biological features.

**Key words:** *adaptation; Pittosporum tobira; Pittosporum heterophyllum; degree of illumination; lamina, morphology, anatomy, pigments, peroxidase.*

## Морфолого-анатомические и физиолого-биохимические признаки адаптации *Pittosporum tobira* (Thunb.) W.T.Aiton и *P. heterophyllum* Franch. с уровнем освещения Л.И.Бойко, О.Н.Зубровская

Исследованы анатомо-морфологические и физиолого-биохимические признаки адаптации листа, как наиболее экологически чувствительного органа, у видов *P. tobira* и *P. heterophyllum*, которые культивировались в разных по степени освещенности зонах оранжерейного комплекса (1 зона – освещенность 100–300 лк; 2 зона – 3000–7000 лк и 3 зона – более 10000 лк). Выявлены структурные морфолого-анатомические адаптации, проявлявшиеся в возрастании ксероморфности листовой структуры (утолщение листа, адаксиальной эпидермы и столбчатой паренхимы, увеличение плотности опушенности) в условиях высокого уровня инсоляции. При низком уровне освещения у растений обоих видов уменьшалась толщина листовой пластинки, что происходило преимущественно за счет мезофилла, а именно сокращения количества слоев столбчатой паренхимы и размеров самих клеток. Найдены межвидовые различия содержания фотосинтезирующих пигментов у обоих исследуемых видов. Общей тенденцией у растений, находившихся в условиях низкого уровня освещенности, было снижение содержания хлорофилла *a*, тогда как концентрация хлорофилла *b* в листьях растений увеличивалась как при затенении, так и при высокой инсоляции. Результатом адаптации фотосинтетического аппарата растений *Pittosporum*, нормализующей его функционирование, является снижение индекса хлорофиллов как при затенении, так и при интенсивной солнечной радиации. Максимум определен в диапазоне 3–7 тыс. лк. Такой световой режим является оптимальным для растений исследуемых видов. Обнаруженное уменьшение индекса пигментов в листьях *P. heterophyllum* рассматривается как адаптивная реакция более светлюбивых видов рода на их выращивание в тени. Изучена зависимость активности пероксидазы в листьях *Pittosporum* от уровня освещенности. Адаптивные реакции проявлялись в изменении фракционного состава пероксидазы в листьях растений исследуемых видов в разных условиях выращивания. Полученные результаты по активации и инактивации ферментативной активности свободной и ионно-связанной с клеточной стенкой пероксидазы информативны для использования их в качестве дополнительного диагностического показателя степени стрессорности растений интерьеров. Установлено, что адаптивные изменения в исследуемых растениях детерминированы происхождением видов и их эколого-биологическими особенностями.

**Ключевые слова:** *адаптация; Pittosporum tobira; Pittosporum heterophyllum; степень освещения; листовая пластинка; морфология; анатомия; пигменты; пероксидаза.*

### Вступ

Дослідження адаптації рослин до вирішальних факторів середовища зростання є досить актуальним за умов глобальних змін клімату. Не менш важливим в цьому аспекті є й визначення характеру адаптаційних змін і у рослин захищеного ґрунту. Для виявлення шляхів пристосувальних реакцій рослин до різних екологічних умов особливого значення набувають анатомічні дослідження (Бойко, 2016; Osunkoya et al., 2014), при цьому у структурних аспектах адаптації значна увага приділяється вивченню окремих органів рослин. Оскільки у рослин листок є одним з найбільш пластичних та екологічно чутливих органів, велика кількість досліджень присвячена з'ясуванню впливу умов зростання на його морфолого-анатомічні зміни. Низкою дослідників (Овруцька, 2012; Иванова, 2014; Криворучко, Бессонова, 2018) відмічено, що в порівняльному дослідженні найбільш інформативними є саме структурні параметри листової пластинки. Провідну роль у формуванні листків відіграє світло, яке в умовах інтер'єрів, як правило, є лімітуючим фактором (Богатир, Сніжко, 1982; Kozłowska et al., 2011; Van Ieperen, 2012). Тому дослідження фоліарних структурних адаптацій до умов освітлення та визначення межі тіневитривалості рослин в приміщеннях є надзвичайно важливим.

Зауважимо, що більшість адаптивних механізмів рослинного організму ґрунтуються на саморегуляції біохімічних процесів завдяки зміні активності та каталітичних властивостей ферментних систем. Пероксидаза – один з найважливіших ферментів, який бере активну участь в

багатьох процесах життєдіяльності рослин, таких як лігніфікація (Шарова, Медведєв, 2017; Rai et al., 2016), контроль росту і розвитку рослин (Рогожин, 2010; Pandey et al., 2017) тощо. Крім того, за рахунок підвищеної чутливості до зовнішніх подразників, в тому числі і надмірного освітлення чи затінення в умовах закритого ґрунту (Томилин и др., 2011; Kumar et al., 2017), пероксидаза, в певній мірі, може відображати функціональний стан рослинного організму в цілому (Колупаєв, Карпец, 2010; Гольшкіна и др., 2014; Francoz et al., 2015; Shigeto, Tsutsumi, 2016).

Вирішення питання оптимізації середовища життєдіяльності людини передбачає розширення асортименту рослин для інтер'єрного озеленення стійкими високодекоративними видами. В процесі інтродукційних досліджень серед рослин тропічної і субтропічної флори нами виділено досить декоративні та стійкі в умовах інтер'єрів види роду *Pittosporum* Banks ex Sol., що практично не використовуються для цілей фітодизайну. У природі дані види зростають серед вічнозелених чагарників морського узбережжя та долин гірських річок Японії та Китаю. За даними дослідників (Горницькая, Ткачук, 2005; Ratsimiebo et al., 2015), для успішного культивування в умовах захищеного ґрунту цим видам необхідне розсіяне світло або напівтінь. Для більшості видів *Pittosporum* оптимальними умовами для вирощування є розсіяне світло та напівтінь (3–10 тис. лк) (Cayzer et al., 2000). Alkurdi та Supuka (2014) встановлено ряд пристосувальних змін пагона у рослин даного роду при вирощуванні на ділянках різної освітленості. Вивчення біоекологічних властивостей, особливостей морфогенезу та формування пагонової системи видів даного роду свідчать про можливість широкого використання їх для озеленення інтер'єрів (Бойко, 2014; 2015), що, в свою чергу, потребує більш детального дослідження їх адаптивних змін в різних умовах зростання. Оскільки пристосувальні зміни у рослин відбуваються на різних рівнях, нами було досліджено і функціональні адаптивні зміни, як-от динаміка фотосинтетичних пігментів у рослин видів роду *Pittosporum* при світловому (більше 10000 лк) та тіньовому (ступінь освітлення 300–3000 лк) утриманні у молодих та зрілих листках.

Саме тому метою роботи було дослідити анатомо-морфологічні ознаки та фізіолого-біохімічні процеси адаптації листка, як найбільш екологічно чутливого органа рослин, у перспективних для фітодизайну видів *P. tobira* (Thunb.) W.T.Aiton та *P. heterophyllum* Franch. за різних умов освітлення.

#### Об'єкти та методи дослідження

Об'єктом дослідження були асиміляційні органи *P. tobira* та *P. heterophyllum*, які культивуються в умовах оранжерейного комплексу Криворізького ботанічного саду НАН України. Матеріал для дослідження відбирали із середнього ярусу крони 5–7-річних рослин, що вирощуються в різних за ступенем освітлення зонах оранжерейного комплексу (I зона – рівень освітленості 100–300 лк; II зона – більше 10 тис. лк). Рівень освітленості вимірювали люксометром Ю-117. Контролем слугував матеріал з рослин, що вирощувалися в зоні оптимального для дослідних видів рівні освітлення (3–7 тис. лк). Для визначення активності пероксидази відбирали непошкоджені листки з 5 рослин, використовуючи 3–4-ий листок однорічного приросту бокових гілок.

Препарати готували за загальноприйнятими методиками (Барыкіна и др., 2000). Фіксація матеріалу здійснювалася у суміші 70% етилового спирту з формаліном. Поперечні зрізи листків зроблені з попередньо виготовлених парафінових блоків санним мікротомом МС-2. В якості фарбника використано спиртовий розчин алціанового синього. На поперечному зрізі листків визначали товщину листка, адаксіальної та абаксіальної епідерми, палісадної і губчастої паренхіми, а також розміри клітин палісадної паренхіми. Кількісне визначення пігментів проводили шляхом екстракції пігментів димексидом з наважки 0,1 г за методикою (Wellburn, 1994). Оптичну густину пігментних витяжок визначали за допомогою спектрофотометра СФ-2000 при довжинах хвилі 480, 649 і 665 нм. Концентрації фотосинтетичних пігментів розраховували за формулами:

$$\begin{aligned}C_a &= 12,19 \cdot A_{665} - 3,45 \cdot A_{649} \\C_b &= 21,99 \cdot A_{649} - 5,32 \cdot A_{665} \\C_{кар} &= (1000 \cdot A_{480} - 2,14 \cdot C_a - 70,16 \cdot C_b) / 200,\end{aligned}$$

де  $C$  – концентрація пігментів, мг/мл;  $A$  – оптична щільність при відповідних довжинах хвилі.

Морфометричні дослідження продишного апарату проводили на відбитках епідермісу, знятих із живих рослин, за допомогою світлового мікроскопу XSP-139TR. Виміри анатомічних ознак

виконано у комп'ютерній програмі Axio Vision Rel. 4.8. Морфологічна термінологія використовується згідно з ілюстрованим довідником (Зиман та ін., 2004).

Екстракцію окремих фракцій пероксидази проводили за методикою Lee (1973), модифікованою Гамбург зі співавторами (Гамбург и др., 1977). Вільну фракцію пероксидази екстрагували з листків 0,05 М ацетатним буфером, рН 5,4. Іонно-зв'язану фракцію ферменту екстрагували із осаду 0,2 М ацетатним буфером з додаванням 1 М КСІ. Після кожного етапу екстракції супернатант відділяли центрифугуванням при 3500 g у рефрижераторній центрифугі при температурі +4°C протягом 15 хв. Активність пероксидази визначали спектрофотометричним методом на спектрофотометрі СФ-2000 за загальноприйнятою методикою (Ермаков и др., 1987; Сибгатуллина и др., 2011). Пероксидазну активність виражали у відносних одиницях (зміна оптичної густини за 1 сек. на 1 мг білка). Визначення білку проводили за методикою (Greenberg, Gaddock, 1982) за реакцією з бромфеноловим синім. Для оцінки рівня зв'язаності ферменту із мембранним матриксом використовували коефіцієнт структурованості ( $K_c$ ), що дорівнює відношенню активності іонно-зв'язаної фракції до активності вільної пероксидази. Повторність у межах окремого варіанту дослідження складала 5 рослин, аналітична повторність кожного дослідження 4-кратна, біологічна повторність – 3-кратна. Статистичний аналіз результатів проводили згідно з методикою Зайцева (1973), використовуючи  $t$ -критерій Стьюдента при 95% рівні значущості ( $p < 0,05$ ).

### Результати та обговорення

Враховуючи те, що кількісно-анатомічні ознаки листка мають істотне значення для екологічної характеристики рослин, а їх мінливість є важливим показником їх еколого-морфологічного пристосування до умов середовища, нами досліджувалися морфолого-анатомічні особливості листової пластинки *P. tobira* та *P. heterophyllum* за різних умов зростання.

Недостатній (а іноді й надлишковий) ступінь освітлення викликає у рослин пристосувальні морфологічні зміни, ступінь яких визначає адаптивний потенціал рослин (Marba et al., 2007). Морфолого-анатомічними дослідженнями листових пластинок у рослин обох видів *Pittosporum* визначено низку пристосувальних змін. Так, виявлено, що розміри листків як за довжиною, так і за шириною у різних, за рівнем освітленості місцях зростання, відрізнялися (табл. 1). По мірі збільшення ступеня освітленості, від тіньового до оптимального, розміри листової пластинки зростають в обох дослідних видів. При подальшому підвищенні ступеня освітленості листові пластинки у рослин *P. tobira* майже не втрачали в розмірах, тоді як у *P. heterophyllum* в умовах високої інсоляції відмічено незначне їх зменшення.

Загальною реакцією на рівень освітленості була і зміна щільності опушення асиміляційних органів. Так, за нашими даними, у видів *Pittosporum* листові пластинки мають трихоми двох типів: гіллясті розпростерто-двовершинні та прості ниткоподібні, які розміщені переважно на адаксіальному боці. В умовах високого рівня інсоляції виявлено збільшення щільності трихом на адаксіальній поверхні листків *P. tobira* і *P. heterophyllum* (на 70% та 84% відповідно) порівняно з контролем. В умовах затінення щільність опушення зменшувалася відносно контрольних рослин і більш значно це проявлялося у *P. heterophyllum* (табл. 1). Отримані дані свідчать про зростання ознак ксероморфності в умовах високого рівня освітлення, що, як відомо, підвищує стійкість рослин до умов утримання (Николаевский, 1979; Горницкая и др., 2006).

Мікроморфологічне вивчення листової пластинки показало, що листки у рослин дослідних видів анізостоматичні, тобто продихи розміщені лише на одному боці (Зиман та ін., 2004; Ratsimiebo et al., 2015). Продихи аномоцитні, розташовані хаотично. Як відомо, щільність продихів у рослин варіює за різних умов освітлення (Волошина, Білявська, 2013; Nejad, Van Meeteren, 2005; Криворучко, Бессонова, 2018). Нами ж виявлено зменшення кількості продихів епідерми в затіненому місці на 30% та 40% у *P. tobira* і *P. heterophyllum* відповідно. В умовах високого рівня освітлення не відбувалося майже ніяких змін (табл. 1).

Дослідження анатомічної будови листової пластинки рослин обох видів *Pittosporum* засвідчують, що адаксіальна та абаксіальна епідерма одношарова, вкрита кутикулою. Мезофіл складається з 2–3 шарів щільної палісадної паренхіми та з більш дрібних клітин губчастої, а також великих міжклітинників. Як показано в табл. 2, в умовах різного рівня освітлення анатомо-морфологічні показники асиміляційних органів зазнають змін. Загальною реакцією рослин на низький рівень освітлення, порівняно з оптимальним, було зменшення товщини листової



пластинки переважно за рахунок стовпчастого мезофілу, а також згрупування пластид здебільшого у поверхневих шарах паренхіми. Встановлене вище характерне для світлолюбних рослин в умовах недостатньої освітленості і, на думку Н.А.Кириленко (2018), є важливою адаптивною ознакою, яка дозволяє підтримувати достатньо високу інтенсивність фотосинтезу. Істотніше ці зміни проявлялися у виду, що має товщу листову пластинку – *P. tobira* (табл. 2).

**Таблиця 1.**  
**Зміни морфологічних ознак листка видів роду *Pittosporum* за різних умов утримання**

| Вид                     | Ділянка | Розміри листової пластинки |            | Кількість трихом на адаксіальній поверхні листка на 1,5 см <sup>2</sup> , шт. | Кількість продихів на 1 мм <sup>2</sup> , шт. |
|-------------------------|---------|----------------------------|------------|---|---|
|                         |         | довжина, см                | ширина, см |   |   |
| <i>P. tobira</i>        | 1       | 7,2±0,28*                  | 3,1±0,15*  | 2,70±0,28*  | 89,6±0,08*                                    |
|                         | 2       | 8,4±0,38                   | 3,5±0,21   | 2,92±0,19   | 130,0±0,14                                    |
|                         | 3       | 8,3±0,40*                  | 3,5±0,17*  | 5,08±0,23*  | 133,0±0,21*                                   |
| <i>P. heterophyllum</i> | 1       | 6,1±0,24*                  | 1,7±0,09*  | 1,03±0,16*  | 101,3±0,18*                                   |
|                         | 2       | 7,1±0,29                   | 2,1±0,19   | 1,46±0,13   | 173,0±0,28                                    |
|                         | 3       | 6,8±0,19*                  | 2,0±0,14*  | 2,69±0,17*  | 172,6±0,19*                                   |

Примітка. У цій та інших таблицях: 1 – тіньова ділянка, ступінь освітленості 100–300 лк; 2 – контрольна ділянка, ступінь освітленості 3000–7000 лк; 3 – світлова ділянка, ступінь освітленості від 10000 лк і вище; \* – статистично значуща різниця відносно контролю при  $p < 0,05$ .

**Таблиця 2.**  
**Анатомо-морфологічні показники листової пластинки видів *Pittosporum tobira* та *P. heterophyllum* за рівного рівня освітлення**

| Вид                     | Ділянка | Товщина листка, мкм | Товщина епідерми, мкм |            | Товщина стовбчастого мезофілу, мкм | Товщина губчастого мезофілу, мкм |
|-------------------------|---------|---------------------|-----------------------|------------|------------------------------------|----------------------------------|
|                         |         |                     | адакс.                | абакс.     |                                    |                                  |
| <i>P. tobira</i>        | 1       | 288,4±1,9           | 30,7±0,68*            | 15,9±0,65  | 108,4±1,29                         | 160,5±2,4*                       |
|                         | 2       | 319,4±2,4           | 27,9±0,67             | 17,4±0,65  | 124,0±1,19                         | 151,8±1,3                        |
|                         | 3       | 324,3±3,4*          | 29,7±0,82*            | 16,7±0,65* | 128,2±2,04*                        | 149,7±1,7                        |
| <i>P. heterophyllum</i> | 1       | 277,8±3,7*          | 28,1±1,08*            | 15,5±0,81  | 100,7±1,24                         | 111,8±2,3                        |
|                         | 2       | 283,0±3,1           | 26,3±0,70             | 16,9±0,75  | 110,5±1,46                         | 120,7±1,5                        |
|                         | 3       | 298,2±1,9*          | 28,4±1,08*            | 16,5±0,81* | 129,4±1,3*                         | 119,6±1,7*                       |

В умовах високого рівня інсоляції структурно-анатомічні зміни проявлялися у потовщенні листової пластинки за рахунок значного розвитку стовбчастої паренхіми, що призводило, відповідно, до зростання коефіцієнту палісадності. Такі структурні адаптації були більш характерними у листках *P. heterophyllum* (табл. 2). Значний розвиток палісадної паренхіми можна розглядати як пристосування до високого рівня освітлення (Криворучко, Бессонова, 2018).

Адаптаційні зміни в будові листка супроводжуються різноманітними фізіологічними реакціями. Оскільки суттєвим показником фізіологічного стану рослин є перебіг фотосинтезу, який залежить від забезпеченості відповідними пігментами, нами були досліджені деякі параметри пігментної системи дослідних рослин, а саме встановлені кількісні показники вмісту хлорофілів і каротиноїдів у листках та їх зміни за різних умов вирощування.

Результати досліджень свідчать, що вміст хлорофілу *a* у рослин *Pittosporum*, які знаходилися в умовах низького рівня освітленості, зменшувався (табл. 3) і становив 47–95 % відносно контрольних рослин. Загальною реакцією рослин, як на зменшення рівня освітлення, порівняно з оптимальним, так і на високий рівень інсоляції, було збільшення вмісту хлорофілу *b* (табл. 3), що

збігається з думкою інших дослідників щодо синтезу більш стійкого хлорофілу *b* в умовах недостатнього освітлення або збільшення сонячної радіації (Ладыженко и др., 2014; Zhang et al., 2018; Xiaoa et al., 2018).

Таблиця 3.

**Зміни вмісту фотосинтетичних пігментів в асиміляційних органах видів роду *Pittosporum* в різних умовах зростання, мг/100г сирової речовини**

| Вид                     | Ділянка | Хлорофіл <i>a</i> |             | Хлорофіл <i>b</i> |             | Сума хлорофілів | Каротиноїди |             |
|-------------------------|---------|-------------------|-------------|-------------------|-------------|-----------------|-------------|-------------|
|                         |         | вміст             | % до контр. | вміст             | % до контр. |                 | вміст       | % до контр. |
| <i>P. tobira</i>        | 1       | 6,23              | 95,0        | 4,56*             | 188,0       | 10,79*          | 0,96        | 69,0        |
|                         | 2       | 6,55              | –           | 2,42              | –           | 8,96            | 1,39        | –           |
|                         | 3       | 6,73*             | 102,8       | 3,07*             | 126,9       | 9,80*           | 2,80*       | 201,4       |
| <i>P. heterophyllum</i> | 1       | 4,12              | 47,0        | 3,63*             | 154,5       | 7,75            | 1,11        | 56,0        |
|                         | 2       | 8,81              | –           | 2,35              | –           | 12,44           | 1,91        | –           |
|                         | 3       | 9,01*             | 102,3       | 4,17*             | 177,4       | 13,18*          | 3,40*       | 178,0       |

Порівняння кількісного вмісту хлорофілів в асиміляційних органах досліджуваних видів вказує на те, що зменшення вмісту хлорофілу у листках – це закономірна адаптаційна відповідь рослин на рівень сонячного опромінення. Беручи до уваги динаміку вмісту хлорофілів у листках рослин *Pittosporum* за різного рівня освітленості, можна констатувати, що краще витримує затінення місця зростання *P. tobira*. Поряд з тим, на думку низки дослідників (Eckhardt et al., 2004; Costa et al., 2010), зниження індексу хлорофілів при зміні умов зовнішнього середовища є показником пластичності та стійкості виду. Таким чином, виявлене нами зменшення співвідношення хлорофілу *a* до хлорофілу *b* у листках *P. heterophyllum* є одним із способів адаптації в умовах низького рівня освітленості (табл. 4).

Таблиця 4.

**Співвідношення різних форм пігментів в листках видів роду *Pittosporum* за різного рівня освітлення**

| Вид                     | Ділянка | Індекси співвідношення різних форм пігментів |                             |
|-------------------------|---------|--|-----------------------------|
|                         |         | Хлорофіл <i>a</i> /хлорофіл <i>b</i>         | Сума хлорофілів/каротиноїди |
| <i>P. tobira</i>        | 1       | 2,9  | 3,6                         |
|                         | 2       | 2,9  | 3,9                         |
|                         | 3       | 2,6  | 4,6                         |
| <i>P. heterophyllum</i> | 1       | 2,9  | 3,7                         |
|                         | 2       | 3,7  | 4,6                         |
|                         | 3       | 2,8  | 5,4                         |

На думку Ладигіна (Ладыгин, 2000) і L.Y. Yang зі співавторами (2018), саме каротиноїди більш чутливі до дії стресорів різноманітної природи. Нами встановлено, що вміст каротиноїдів в листках обох видів зменшувався в умовах затінення і дещо зростав в умовах високого рівня інсоляції (табл. 3). Деякі дослідники (Дымова, Головка, 1998; Costa et al., 2010) вважають, що за високої інсоляції каротиноїди виконують переважно фотозахисну функцію, а за низької вони є додатковими світлозбираючими пігментами. Виявлена в ході досліджень динаміка вмісту каротиноїдів, на нашу думку, є показником високих адаптивних можливостей рослин досліджуваного роду.

Співвідношення суми хлорофілів до каротиноїдів відіграє не менш важливу роль при характеристиці роботи фотосинтетичного апарату. Це співвідношення досить чутливе до змін навколишнього середовища (Yang et al., 2018). Виявлене варіювання індексу пігментів у дослідних видів роду *Pittosporum* (3,6–5,4) характеризує їх як рослини, що адаптовані до широкого діапазону рівня освітленості (табл. 4).

Для характеристики функціонального стану рослин у відповідь на дію екстремальних факторів середовища (Rai et al., 2016), в тому числі і надмірного освітлення чи затінення

техногенного походження (Pandey et al., 2017), часто використовують рівень активності пероксидази в їх органах.

Початковий рівень активності та структурованості пероксидази в рослинних клітинах є видоспецифічним (Газарян и др., 2006; Колупаев, 2007) і може слугувати критерієм фізіологічного стану конкретного виду та його стійкості до різноманітних стресових факторів, що підтверджується нашими даними. Так, проведені нами дослідження показали, що на початку морфогенезу листків (лютий) як у затіненому, так і в добре освітленому місці високий рівень пероксидазної активності був характерним для *P. tobira* (табл. 5), котрий серед представників роду належить до більш тіневитривалих (Горницкая, Ткачук, 2005; Meletiou-Christou, Rhizopoulou, 2012). При цьому, у згаданого виду в умовах затінення частка вільної (розчинної) пероксидази була більшою, ніж іонно-зв'язаною з клітинною стінкою у 10 разів, а в освітленому місці – у 8,7 разів. Схожу закономірність у функціонуванні згаданих фракцій ферменту на початку вегетації асиміляційних органів *Helianthus annuus* L. було встановлено Esfahani і Rezayatmand (2015).

Таблиця 5.

**Динаміка активності вільної (розчинної) та іонно-зв'язаної пероксидаз у листках видів роду *Pittosporum*, відн. од. за 1 с/мг білка**

| Вид                        | Ділянка | Лютий      |             |            |       | Липень     |             |            |       |
|----------------------------|---------|------------|-------------|------------|-------|------------|-------------|------------|-------|
|                            |         | $M \pm m$  | % до контр. | t-критерій |       | $M \pm m$  | % до контр. | t-критерій |       |
|                            |         |            |             | факт.      | табл. |            |             | факт.      | табл. |
| Вільна пероксидаза         |         |            |             |            |       |            |             |            |       |
| <i>P. tobira</i>           | 1       | 1,01±0,020 | –           | –          | –     | 0,29±0,020 | –           | –          | –     |
|                            | 3       | 1,13±0,012 | 111,69      | 5,0        | 2,6   | 0,66±0,024 | 222,56      | 11,5       | 2,6   |
| <i>P. heterophyllum</i>    | 1       | 0,21±0,004 | –           | –          | –     | 0,30±0,029 | –           | –          | –     |
|                            | 3       | 0,28±0,008 | 131,57      | 8,1        | 2,6   | 0,74±0,048 | 246,41      | 7,8        | 2,6   |
| Іонно-зв'язана пероксидаза |         |            |             |            |       |            |             |            |       |
| <i>P. tobira</i>           | 1       | 0,08±0,001 | –           | –          | –     | 0,30±0,003 | –           | –          | –     |
|                            | 3       | 0,13±0,007 | 162,50      | 10,7       | 2,6   | 0,21±0,020 | 69,75       | 25,7       | 2,6   |
| <i>P. heterophyllum</i>    | 1       | 0,25±0,004 | –           | –          | –     | 0,25±0,005 | –           | –          | –     |
|                            | 3       | 0,27±0,006 | 108,00      | 15,1       | 2,6   | 0,21±0,005 | 85,93       | 4,8        | 2,6   |

Зазначимо, що світло на даному етапі морфогенезу листків індукувало підвищення пероксидазної активності. Причому більш чутливою до дії яскравого освітлення виявилася фракція іонно-зв'язаної пероксидази, що проявлялося у збільшенні її активності на 16% відносно затінених умов зростання. Встановлене вище, скоріш за все, призводило до гальмування ростових процесів у листках *P. tobira* в умовах оранжереї в зимовий період. На відміну від цього, інтенсивність функціонування розчинної фракції пероксидази у листках виду в умовах надмірного освітлення зростала лише на 11%.

В процесі морфогенезу листової пластинки *P. tobira* (липень) відбувався перерозподіл активності ферменту на користь іонно-зв'язаної з клітинною стінкою пероксидази, а співвідношення обох фракцій пероксидази в умовах затінення складало 1:1 (табл. 5). При цьому рівень зв'язку пероксидази з компартментами клітини був досить високим, а коефіцієнт структурованості становив 1,03 (рис. 1).

Підвищення активності іонно-зв'язаної фракції пероксидази у затіненому місці, скоріш за все, пов'язане з її безпосередньою участю у лігніфікації клітинних оболонок у період сповільнення росту листової пластинки (Вакоп et al., 1997). Рівень активності вільної (розчинної) пероксидази у листках *P. tobira* на даному етапі навпаки знижувався у 3,5 раза, оскільки асиміляційні органи виду в умовах затінення виступають в якості донора знову синтезованих органічних речовин для росту та диференціації тканин стовбура (червень, липень).

На відміну від цього, в добре освітленому місці у фазу завершення росту листків у *P. tobira* активність вільної пероксидази хоч і пригнічувалася у 1,7 раза, проте втричі перевищувала активність іонно-зв'язаної з клітинною стінкою фракції ферменту (табл. 5). Встановлене, скоріш за все, пов'язане з адаптацією виду до яскравого освітлення та високих температур в оранжерейному комплексі у літній період і відображає механізм світлового контролю стійкості у *P. tobira*, який

здійснюється за участі перерозподілу співвідношення різних фракцій пероксидаз або шляхом зміни просторової структури пероксидази задля ефективного її функціонування, як показано у роботах Голишкіної зі співавторами (Голишкіна и др., 2014).

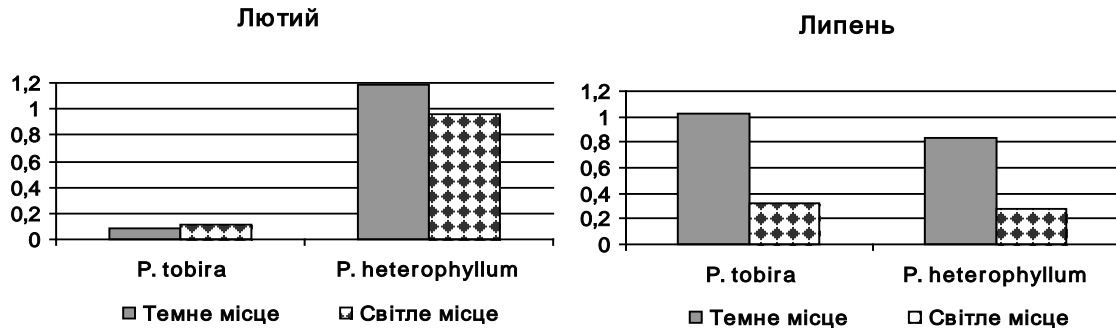


Рис. 1. Коефіцієнти структурованості ( $K_c$ ) пероксидази у листках *Pittosporum* протягом морфогенезу асиміляційних органів

Порівняно з *P. tobira*, у листках *P. heterophyllum*, який при вирощуванні потребує яскравого, проте розсіяного, освітлення (Горницькая, Ткачук, 2005; Meletiou-Christou, Rhizopoulou, 2012), загальна пероксидазна активність була у 4,8 раза нижчою (табл. 5). Слід зазначити, що у затіненому місці зростання співвідношення активностей розчинної та іонно-зв'язаної з клітинною стінкою пероксидаз було практично однаковим як на початку морфогенезу асиміляційних органів, так і у фазу завершення їх росту (табл. 5). Коефіцієнти структурованості при цьому були досить високими і становили  $K_c=1,19$  і  $K_c=0,83$  у першу та другу фазу розвитку листків відповідно (рис. 1), що певною мірою може характеризувати дане місцезростання як більш сприятливе для нормального розвитку *P. heterophyllum*.

На відміну від цього, підвищений рівень освітлення у фазу повного відособлення листків у *P. heterophyllum* індукував видоспецифічне зростання на 13% вільної та на 10% іонно-зв'язаної з клітинною стінкою пероксидаз (табл. 5). Встановлене свідчить про те, що за дії кращого освітлення на даному етапі морфогенезу листки розвивалися більш активно, а активація росту, як відомо, найчастіше супроводжується збільшенням частки вільної пероксидази у сумі пероксидазної активності обох фракцій.

В подальшому, при зростанні середньодобових температур та яскравості освітлення розвиток листової пластинки у *P. heterophyllum* супроводжувався не збільшенням, а зменшенням функціонування іонно-зв'язаної з клітинною стінкою пероксидази на 14%, тоді як активність вільної фракції ферменту зростала у 2,5 раза. Схожа закономірність була встановлена і Томіліним зі співавторами (Томилини и др., 2011) у листках проростків *Triticum aestivum* L.

Таке співвідношення активності вільної та іонно-зв'язаної пероксидази у листках *P. heterophyllum*, на нашу думку, пов'язане з більшою чутливістю іонно-зв'язаної фракції ферменту до стресового впливу надмірного освітлення і високих температур (понад 28°C), а також, в певній мірі, вивільненням частки ферменту, зв'язаного іонними зв'язками з мембранами клітини, і переходом його у вільну фракцію внаслідок пошкодження структури біомембран (Голишкіна и др., 2014). Отримані результати по активації та інактивації ферментативної активності вільної та іонно-зв'язаної з клітинною стінкою пероксидази є цікавими для використання їх в якості додаткового діагностичного показника ступеню стресорності для оранжерейних рослин.

## Висновки

1. В умовах високого рівня інсоляції в обох досліджених видів зростає ксероморфність листової структури, що проявляється у потовщенні листка, адаксіальної епідерми та стовбчастої паренхіми, зростанні щільності опушення. Такі структурні адаптації були більш характерними для асиміляційних органів *P. heterophyllum*.



2. В умовах затінення загальною реакцією рослин на зменшення рівня освітлення, порівняно з оптимальним, було зменшення товщини листової пластинки, що відбувалося переважно за рахунок стовбчастого мезофілу внаслідок зменшення як кількості шарів паренхіми, так і розмірів самих клітин. Істотніше ці зміни проявлялися у виду, що має товщу листову пластинку, – *P. tobira*.

3. Встановлено міжвидові відмінності вмісту фотосинтезуючих пігментів для обох досліджуваних видів. В умовах низького рівня освітленості вміст хлорофілу *a* зменшувався і становив 47–95 % до контролю, концентрація хлорофілу *b* в листках рослин збільшувалася як при затіненні, так і при високій інсоляції. Беручи до уваги показники вмісту хлорофілів, можна сказати, що краще витримує недостатню освітленість *P. tobira*.

4. Виявлено зниження індексу хлорофілів у видів *Pittosporum*, що, на нашу думку, є результатом адаптації їх фотосинтетичного апарату, що нормалізує його функціонування, як за умови затінення, так і інтенсивної сонячної радіації.

5. Адаптивні реакції проявлялися у зміні фракційного складу пероксидази в листках рослин досліджених видів за різних умов вирощування. Протягом морфогенезу листків у *P. tobira* надмірне світло посилювало зсув співвідношення активності ферменту в бік іонно-зв'язаної фракції та співпадало в часі з лігніфікацією клітинних оболонок та світлозалежним зниженням швидкості росту листків. У виду *P. heterophyllum* яскраве освітлення провокувало зміни в окислювально-відновлювальному режимі і призводило до вивільнення частки пероксидази, зв'язаної з мембранами клітини, що впливало на здатність виду адаптуватися до змінених умов зростання.

#### Список літератури / References

Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г. и др. Основы микротехнических исследований в ботанике. Справочное руководство. – М.: Моск. гос. ун-т, 2000. – 127с. /Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G. et al. Principles of microtechnical research in botany. Reference guide. – Moscow: Moscow State University, 2000. – 127p./

Богатир В.Б., Сніжко В.В. Адаптація рослин до умов недостатнього освітлення в інтер'єрах // Інтродукція та акліматизація рослин в Україні. – 1982. – Вип.20. – С. 76–78. /Bogatyir V.B., Snizhko V.V. Adaptation of plants to conditions of insufficient lighting in interiors // Introduction and acclimatization of plants in Ukraine. – 1982. – Issue 20. – P. 76–78./

Бойко Л.І. Інтродукція видів роду *Pittosporum* Banks et Sol. в умовах захищеного ґрунту: історія та перспективи // Біологічний вісник МДПУ ім. Б.Хмельницького. – 2014. – Т.4 (3). – С. 34–54. /Boyko L.I. Introduction of *Pittosporum* Banks et Sol. species in a frame area: history and prospects // Ukrainian Journal of Ecology. – 2014. – Vol.4 (3). – P. 34–54./

Бойко Л.І. Морфологічні зміни пагонів видів роду *Pittosporum* Banks et Sol. в зв'язку з умовами утримання // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. – 2015. – №2 (63). – С. 5–8. /Boyko L.I. Morphological changes of shoots of species of the genus *Pittosporum* Banks et Sol. in connection with conditions of keeping // Scientific Issues of Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University. Series: Biology. – 2015. – No.2 (63). – P. 5–8./

Бойко Л.І. Особливості листка *Pittosporum tobira* (Pittosporaceae) за різних умов вирощування // Український ботанічний журнал. – 2016. – Т.73, №6. – С. 593–599. /Boyko L.I. Features of leaf of *Pittosporum tobira* (Pittosporaceae) under different growth conditions // Ukr. Bot. J. – 2016. – Vol.73, no.6. – P. 593–599./

Волошина Н.Ю., Білявська Н.О. Мікроструктура поверхні листків двох лісових видів клена в залежності від освітлення в кроні // Вісник Харківського національного аграрного університету. – 2013. – Вип.1 (28). – С. 6–17. /Voloshyna N.Yu., Bilyavska N.O. Microstructure of foliar surface in two forest maple species depending on within-crown light gradient // The Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Series Biology. – 2013. – Issue 1 (28). – P. 6–17./

Газарян И.Г., Хушпульян Д.М., Тишков В.И. Особенности структуры и механизма действия пероксидаз растений // Успехи биологической химии. – 2006. – Т.46. – С. 303–322. /Gazaryan I.G., Khushpulyan D.M., Tishkov V.I. Features of the structure and mechanism of action of plant peroxidases // Advances in Biological Chemistry. – 2006. – Vol.46. – P. 303–322./

Гамбург К.З., Подолякина Л.А., Ситнева В.М. Изучение активности пероксидазы и ИУК-оксидазы в суспензионных культурах тканей табака и сои // Физиология растений. – 1977. – Т.24, №3. – С. 542–548. /Hamburg K.Z., Podolyakina L.A., Sitneva V.M. Study of the activity of peroxidase and IAA-oxidase in suspension cultures of tobacco and soybean tissues // Plant Physiology. – 1977. – Vol.24, no.3. – P. 542–548./

Голышкина Л.В., Красова Н.Г., Галашева А.М. Влияние гипертермии на активность ферментной системы пероксидазы в тканях однолетних побегов яблони // Современное садоводство. Электронный журнал. – 2014. – №4. – С. 50–59. /Golysheva L.V., Krasova N.G., Galasheva A.M. The effect of hyperthermia on the activity of the enzyme system of peroxidase in the tissues of annual apple shoots // Modern Gardening. Electronic journal. – 2014. – No.4. – P. 50–59./

- Горницкая И.П., Ткачук Л.П. Каталог растений для работ по фитодизайну. – Донецк: ООО «Лебедь», 2005. – 234с. /Gornitskaya I.P., Tkachuk L.P. Catalog of plants for phytodesign works. – Donetsk: Lebed LLC, 2005. – 234p./
- Горницкая И.П., Бойко Л.И., Ткачук Л.П. Интродукция видов рода *Pittosporum* Banks et Soland. ex Gaertn. в защищенный грунт Донецкого и Криворожского ботанических садов НАН Украины // Промышленная ботаника. – 2006. – №6. – С. 66–78. /Gornitskaya I.P., Boyko L.I., Tkachuk L.P. Introduction of species of the genus *Pittosporum* Banks et Soland. ex Gaertn. in the conservatories of the Donetsk and Krivoy Rog Botanical Gardens of the NAS of Ukraine // Industrial Botany. – 2006. – No.6. – P. 66–78./
- Дымова О.В., Головки Т.К. Адаптация к свету фотосинтетического аппарата теневыносливых растений (на примере *Ajuga reptans*) // Физиология растений. – 1998. – Т.45, №4. – С. 521–528. /Dymova O.V. Golovko T.K. Adaptation of the photosynthetic apparatus of shade-tolerant plants (on the example of *Ajuga reptans*) to the light // Plant Physiology. – 1998. – Vol.45, no.4. – P. 521–528./
- Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П. и др. Методы биохимического исследования растений. – Л.: Агропромиздат, 1987. – С. 41–45. /Yermakov A.I., Arasimovich V.V., Yarosh N.P. et al. Methods of biochemical studies of plants. – Leningrad: Agropromizdat, 1987. – P. 41–45./
- Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1973. – 256с. /Zaytsev G.N. Methods of biometric calculations. Mathematical statistics in experimental botany. – Moscow: Nauka, 1973. – 256p./
- Зиман М.С., Мосякин С.Л., Булах О.В. та ін. Ілюстрований довідник з морфології квіткових рослин. – Ужгород: Медіум, 2004. – 156с. /Ziman M.S., Mosyakin S.L., Bulakh O.V. et al. Illustrated reference book on the morphology of flowering plants. – Uzhgorod: Medium, 2004. – 156p./
- Иванова Л.А. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп // Экология. – 2014. – Т.45, №2. – С. 109–118. /Ivanova L.A. Adaptive features of leaf structure in plants of different ecological groups // Russian Journal of Ecology. – 2014. – Vol.45, no.2. – P. 109–118./
- Кириленко Н.А. Анатомо-морфологічні особливості вегетативних органів сукулентних рослин у зв'язку з умовами зростання // Ukrainian Journal of Ecology. – 2018. – Т.8 (1). – С. 509–515. /Kirilenko N.A. Anatomical and morphological features of the vegetative organs of succulent plants regards growth conditions // Ukrainian Journal of Ecology. – 2018. – Vol.8 (1). – P. 509–515./
- Колупаев Ю.Е. Кальций и стрессовые реакции растений // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія. – 2007. – Вип.1 (10). – С. 24–41. /Kolupaev Yu.Ye. Calcium and stress reaction of plants // The Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Series Biology. – 2007. – Issue 1 (10). – P. 24–41./
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров. – К.: Основа, 2010. – 352с. /Kolupaev Yu.Ye., Karpets Yu.V. Formation of plants adaptive reactions to abiotic stressors influence. – Kyiv: Osnova, 2010. – 352p./
- Криворучко А.П., Бессонова В.П. Анатомічна характеристика листків *Quercus rubra* L. та *Quercus Robur* L. за солітерного та групового зростання // Ukrainian Journal of Ecology. – 2018. – Т.8 (1). – С. 64–71. /Kryvoruchko A.P., Bessonova V.P. Anatomical leaves characteristics of *Quercus rubra* L. and *Quercus robur* L. and stand density // Ukrainian Journal of Ecology. – 2018. – Vol.8 (1). – P. 64–71./
- Ладыгин В.Г. Биосинтез каротиноидов в хлоропластах водорослей и высших растений // Физиология растений. – 2000. – Вып.47, №6. – С. 904–923. /Ladygin V.G. Biosynthesis of carotenoids in chloroplasts of algae and higher plants // Plant Physiology. – 2000. – Vol.47, no.6. – P. 904–923./
- Ладыженко Т.А., Гетко Н.В., Кабашникова Л.Ф., Пшибытко Н.Л. Параметры индукции флуоресценции хлорофилла а листьев тропических и субтропических растений, культивируемых в оранжереях // Известия Национальной академии наук Беларуси. Серия биологических наук. – 2014. – №1. – С. 40–44. /Ladyzhenko T.A., Hetko N.V., Kabashnikova L.F., Pshybytko N.L. Parameters of chlorophyll a fluorescence in the leaves of tropical and subtropical plants, which were cultivated in greenhouses // Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series. – 2014. – No.1. – P. 40–44./
- Николаевский В.С. Биологические основы газоустойчивости растений. – Новосибирск: Наука, 1979. – 280с. /Nikolaevsky V.S. Biological basis of gas resistance of plants. – Novosibirsk: Nauka, 1979. – 280p./
- Овруцька І.І. Анатомо-морфологічні ознаки листків *Sium latifolium* L. у різних умовах зростання // Український ботанічний журнал. – 2012. – Т.69, №1. – С. 125–133. /Ovrutska I.I. Anatomical and morphological characters of leaves of *Sium latifolium* L. under different growth conditions // Ukr. Bot. J. – 2012. – Vol.69, no.1. – P. 125–133./
- Рогожин В.В. Peroxidaza растений. – Berlin: Lambert Academic Publishing, 2010. – 205с. /Rogozhin V.V. Plants peroxidase. – Berlin: Lambert Academic Publishing, 2010. – 205p./
- Сибгатуллина Г.В., Хаертдинова Л.Р., Гумерова Е.А. и др. Методы определения редокс-статуса культивируемых клеток растений. – Казань: Казанский (Приволжский) Федеральный университет, 2011. – 61с. /Sibgatullina G.V., Khaertdinova L.R., Gumerova Ye.A. et al. Methods for determining the redox status of cultivated plant cells. – Kazan: Kazan (Volga Region) Federal University, 2011. – 61p./

- Томилин М.В., Олюнина Л.Н., Сухов В.С. и др. ИУК-индуцированные изменения активности пероксидаз зеленых и этиолированных проростков пшеницы // Вестник Нижегородского ун-та им. Н.И.Лобачевского. – 2011. – №2. – С. 215–221. /Tomilin M.V., Olyunina L.N., Sukhov V.S. et al. IAA-induced changes in peroxidase activity in green or etiolated wheat seedlings // Vestnik of Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod. – 2011. – No.2. – P. 215–221./
- Шарова Е.И., Медведев С.С. Редокс-реакции в апопласте растущих клеток // Физиология растений. – 2017. – Т.64, №1. – С. 3–18. /Sharova Ye.I., Medvedev S.S. Redox reactions in the apoplast of growing cells // Plant Physiology. – 2017. – Vol.64, no.1. – P. 3–18./
- Alkurdi M.I.S., Supuka J. Evaluation of the sugar and starch content in the leaves of some Mediterranean woody shrubs growing in different conditions // Plants in Urban Areas and Landscape. Proceedings of the scientific papers (December, 2, 2014). – Slovak University of Agriculture in Nitra Faculty of Horticulture and Landscape Engineering, 2014. – P. 64–67.
- Bakon M.A., Thompson D.S., Davies W.I. Can cell wall peroxidase activity explain the leaf growth response of *Lolium t. L.* during drought? // Journal of Experimental Botany. – 1997. – Vol.48, no.317. – P. 2075–2085.
- Cayzer L.W., Crisp M.D., Telford Ian R.H. Revision of *Pittosporum* (Pittosporaceae) in Australia // Australian Systematic Botany. – 2000. – Vol.13. – P. 845–902.
- Costa L.C. do B., Pinto J.E.B.P., de Castro E.M. et al. Effects of coloured shade netting on the vegetative development and leaf structure of *Ocimum selloi* // Bragantia. – 2010. – Vol.69, no.2. – P. 349–359.
- Eckhardt U., Grimm B., Hortensteiner S. Recent advances in chlorophyll biosynthesis and breakdown in higher plants // Plant Mol. Biol. – 2004. – Vol.56. – P. 1–4.
- Esfahani H.S., Rezayatmand Z. Evaluation of some physiological and biochemical parameters of variety of sunflower sanbero (*Helianthus annuus L.*) under nickel toxicity // Indian Journal of Fundamental and Applied Life Sciences. – 2015. – Vol.5, no.4. – P. 88–99.
- Francoz E., Ranocha P., Nguyen-Kim H. et al. Roles of cell wall peroxidases in plant development // Phytochemistry. – 2015. – Vol.112. – P. 15–21.
- Greenberg Ch.S., Gaddock Rh.R. Rapid single step membrane proteine assay // Clin. Chem. – 1982. – Vol.28 (7). – P. 1726–1728.
- Kozłowska A., Bres W., Krzesinski W., Trelka T. The effect of amount of light and the temperature on biomorphological characteristics of *Chrysanthemums* during all-year culture // Acta Sci. Pol., Hortorum Cultus. – 2011. – Vol.10 (3). – P. 235–246.
- Kumar P., Kumar R., Ansari S.A. Nitrate reductase and peroxidase activity in growth and productivity of *Santalum album L.* // Tropical Plant Research. – 2017. – Vol.4 (1). – P. 90–94.
- Lee T.T. On extraction and quantitation of plant peroxidase isoenzymes // Physiol. Plant. – 1973. – Vol.29, no. 2. – P. 198–203.
- Marba N., Duarte C.M., Agusti S. Allometric scaling of plant life history // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 2007. – Vol.104 (40). – P. 15777–15780.
- Meletiου-Christou M.-S., Rhizopoulou S. Constraints of photosynthetic performance and water status of four evergreen species co-occurring under field conditions // Botanical Studies. – 2012. – Vol.53. – P. 325–334.
- Nejad A.R., Van Meeteren U. Stomatal response characteristics of *Tradescantia virginiana* grown at high relative air humidity // Journal Physiology Plant. – 2005. – Vol.125. – P. 324–332.
- Osunkoya O.O., Boyne R., Scharaschkin T. Coordination and plasticity in leaf anatomical traits of invasive and native vine species // American Journal of Botany. – 2014. – Vol.101 (9). – P. 1423–1436.
- Pandey V.P., Awasthi M., Singh S. et al. A Comprehensive review on function and application of plant peroxidases // Biochemistry and Analytical Biochemistry. – 2017. – Vol.6 (1). – P. 308–323.
- Rai N., Yadav M., Yadav H.S. Enzymatic characterization of lignin peroxidase from *Luffa aegyptica* fruit juice // American Journal of Plant Sciences. – 2016. – Vol.7. – P. 649–656.
- Ratsimiebo M.P., Ramanitrahambola D., Rajemiarimoelisoa C.F. et al. Toxicity study of *Pittosporum ochrosiaefolium* Bojer (Pittosporaceae) a medicinal plant of Madagascar // Journal of Plant Sciences. – 2015. – Vol.3 (6). – P. 349–357.
- Shigeto J., Tsutsumi Y. Diverse functions and reactions of class III peroxidases // New Phytologist. – 2016. – Vol.209. – P. 1395–1402.
- Van Ieperen W. Plant morphological and developmental responses to light quality in a horticultural context // Proc. VII International Symposium on Light in Horticultural Systems 956 / Eds.: S.Hemming, E.Heuvelink. – Acta Hort., ISHS 2012. – P. 131–139.

Wellburn A.R. The spectral determination of chlorophyll *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution // J. Plant Physiol. – 1994. – Vol.144. – P. 307–313.

Xiaoa F., Yang Z., Low L.Z. Temperature and weak light affect greenhouse tomato growth and fruit quality // Journal of Plant Sciences. – 2018. – Vol.6 (1). – P. 16–24.

Yang L.Y., Yang S.L., Li J.Y. et al. Effects of different growth temperatures on growth, development, and plastid pigments metabolism of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) plants // Bot. Stud. – 2018. – Vol.59, no.5. – 13p.

Zhang X., He D., Niu G. et al. Effects of environment lighting on the growth, photosynthesis, and quality of hydroponic lettuce in a plant factory // Int. J. Agric. & Biol. Eng. – 2018. – Vol.11, no. 2. – P. 33–40.

---

**Представлено: С.О.Калашник / Presented by: S.O.Kalashnik**

**Рецензент: В.В.Жмурко / Reviewer: V.V.Zhmurko**

*Подано до редакції / Received: 06.06.2019*

**Про авторів:** Л.І.Бойко – Криворізький ботанічний сад НАН України, вул. Маршака, 50, Кривий Ріг, Україна, 50089, ludmilaboynko@meta.ua, <https://orcid.org/0000-0002-1812-5114>

О.М.Зубровська – Криворізький ботанічний сад НАН України, вул. Маршака, 50, Кривий Ріг, Україна, 50089, zubrovska@ukr.net, <https://orcid.org/0000-0002-4173-2457>

**About the authors:** L.I.Boyko – Kryvyi Rih Botanical Garden of NAS of Ukraine, Marshak Str., 50, Kryvyi Rih, Ukraine, 50089, ludmilaboynko@meta.ua, <https://orcid.org/0000-0002-1812-5114>

O.M.Zubrovska – Kryvyi Rih Botanical Garden of NAS of Ukraine, Marshak Str., 50, Kryvyi Rih, Ukraine, 50089, zubrovska@ukr.net, <https://orcid.org/0000-0002-4173-2457>

**Об авторах:** Л.И.Бойко – Криворожский ботанический сад НАН Украины, ул. Маршака, 50, Кривой Рог, Украина, 50089, ludmilaboynko@meta.ua, <https://orcid.org/0000-0002-1812-5114>

О.Н.Зубровская – Криворожский ботанический сад НАН Украины, ул. Маршака, 50, Кривой Рог, Украина, 50089, zubrovska@ukr.net, <https://orcid.org/0000-0002-4173-2457>