

УДК 581.821:581.47:582.734.3

ПОЛИМОРФИЗМ УСТЬИЦ ЛИСТЬЕВ ЯБЛОНИ *Malus domestica* Borkh. В ГОРАХ И НА РАВНИНЕ

© 2020 г. А. В. Бабоша*, @, Т. Х. Кумахова**, А. С. Рябченко*, Г. И. Комарова*

*Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276 Россия

**Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева,
Тимирязевская ул., 49, Москва, 127550 Россия

@E-mail: phimmunitet@yandex.ru

Поступила в редакцию 31.07.2018 г.

После доработки 11.10.2018 г.

Принята к публикации 19.10.2018 г.

Методом сканирующей электронной микроскопии исследован полиморфизм устьиц листьев яблонь, произрастающих в горах и на равнине. Листья яблони гипостоматного типа с аномоцитными устьицами и радиально расходящимися кутикулярными складками, объединенными в пучки – кутикулярные тяжи, число которых, как правило, соответствовало количеству окружающих устьица эпидермальных клеток. Установлено, что средние размеры устьиц линейно возрастали с увеличением числа кутикулярных тяжей, в более благоприятных условиях (600 м над уровнем моря) наблюдали высокую плотность устьиц более округлой формы. Отмечено, что стрессовые условия – от высоких температур и засухи на равнине (300 м) до высокой инсоляции и перепада температур в горах (1200 м) – оказывали одинаковое воздействие на микроморфологию поверхности листьев, а влияние высотного фактора проявлялось в уменьшении размеров эпидермальных клеток.

DOI: 10.31857/S0002332920040037

Состояние устьичного аппарата существенно влияет на продуктивность и рост растений, а также играет важную роль в адаптации к условиям внешней среды (Hetherington, Woodward, 2003; Mizutani, Kanaoka, 2017). Проблема включает в себя как физиологический аспект, связанный с хорошо известной оперативной регуляцией апертуры замыкающих клеток, так и морфологический – изменение количества (плотности распределения устьиц в расчете на единицу поверхности листа или число клеток), размеров и формы устьиц у растений, выращиваемых в различных условиях. Последнее обуславливает попытки использования параметров морфологии устьичного аппарата для экологического мониторинга.

Вполне ожидаемо, что параметры устьичного аппарата изменяются в условиях различного обеспечения влагой (Василевская, 1954). Удалось также зафиксировать уменьшение размеров устьиц и увеличение плотности их распределения в холодном климате (Stenström *et al.*, 2002). Увеличение интенсивности освещения при выращивании растений *Sinapis alba* приводило к удвоению числа устьиц, но вызывало только небольшие изменения их размеров (Wild, Wolf, 1980). У ряда древесных пород средние размеры устьиц

уменьшались по мере увеличения степени антропогенного загрязнения (Сунцова, Иншаков, 2007).

Наиболее интересные данные касаются влияния содержания углекислого газа (CO₂). При выращивании растений в условиях высокого содержания CO₂ размеры устьиц возрастают, а их число уменьшается (Franks, Beerling, 2009). В среднем удвоение концентрации CO₂ сопровождается уменьшением плотности распределения устьиц на 11% (Hetherington, Woodward, 2003) и в большей степени зависит от концентрации CO₂ в тканях растения, чем от его содержания в атмосфере (Šantrůček *et al.*, 2014). Высокая концентрация CO₂, свойственная некоторым историческим эпохам, в большой выборке видов растений коррелировала с уменьшением плотности устьиц на поверхности листьев (Royer, 2001; Franks, Beerling, 2009).

Другая интересная закономерность – достаточно стабильно наблюдаемая обратная корреляция между размерами устьиц и их числом (Blanke *et al.*, 1994; Franks *et al.*, 2009). Увеличение плотности распределения более мелких устьиц – один из способов увеличения устьичной проводимости и адаптации к “CO₂-голоданию” при его низких концентрациях в атмосфере (Franks, Beerling,

2009). Подобная обратная корреляция между размерами и плотностью распределения устьиц решает проблему максимизации устьичной проводимости за счет наиболее плотной их упаковки на поверхности листа с учетом поддержания нужной механической прочности всей конструкции (Franks, Farquhar, 2007).

Использование размеров устьиц в качестве количественного параметра для экологического мониторинга некоторых растений может быть затруднено вследствие их гетерогенности по размерам, возрасту, физиологии и морфологии. Так, в листьях *Populus tremula* обнаружены устьица сразу трех типов: парацитные, латероцитные и промежуточные между аномоцитными и латероцитными (Паутов, 2009а). В листьях *Exbucklandia populnea* наблюдали парацитные, латероцитные, энциклоцитные и переходные типы устьиц (Паутов и др., 2015). По мнению Паутова (Паутов, 2009б), гетеростоматность может возникать при изменении в ходе развития листа согласованности в росте замыкающих и околоустьичных клеток, что приводит к закономерной смене преобладающих устьичных типов.

Однако и среди устьиц одного и того же типа можно обнаружить более или менее различающиеся размерные группы. Так, наблюдали более крупные и более мелкие устьица в листьях персика (Ma *et al.*, 2008). Соотношение тех и других изменялось в зависимости от сорта. Наличие устьиц разных размерных групп, которые встречаются одновременно на одних и тех же участках листа, наблюдали у ряда видов рода *Malus* (Ganeva, Uzunova, 2010), включая некоторые сорта яблони (Warabieda *et al.*, 1997).

Различия между устьицами по размерам вряд ли обусловлены только топологическим фактором, возможностью их наиболее плотного расположения на поверхности листа. Устьица могут различаться функционально. Показано, что более мелкие устьица быстрее закрываются при потере влаги листом по сравнению с более крупными (Giday *et al.*, 2013), т.е. они различаются по чувствительности к изменениям условий внешней среды.

Очевидно, что в выборках устьиц имеются и другие источники гетерогенности, обусловленные неоднородностью поверхности. Так, в листьях яблони наблюдали два типа околоустьичной кутикулярной складчатости: одни складки радиально расходились в разные стороны, другие опоясывали замыкающие клетки устьиц, образуя перистоматические кольца (Ganeva, Uzunova, 2010). Аналогичные структуры в районе устьичных комплексов описаны на листьях *Hydrangea macrophylla* (Паутов, 2011). По данным этого исследователя, длина радиальных складок коррелировала с

размерами, а их число — с шириной побочных клеток. Так как характер складчатости сильно различался в окрестностях разных устьиц одного листа, был сделан вывод, что на организацию данного микрорельефа влияла ширина побочных клеток (Паутов, 2011).

Цель работы — установить влияние условий выращивания в горах и на равнине на микроморфологию поверхности и полиморфизм устьиц листьев яблони.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Культурная яблоня обладает высоким уровнем экологической пластичности, что позволяет выращивание этой культуры в разных эколого-географических зонах России. На Северном Кавказе многие сорта яблони культивируются на высотах до 1200–1750 м над уровнем моря (у. м.) в условиях резких суточных перепадов температуры, высокой инсоляции и разреженности атмосферы (Шидаков, 1991; Шидаков, Шидакова, 2006). В горной зоне Кабардино-Балкарии яблоневые насаждения часто расположены в межсклонных долинах и на пологих южных склонах, что создает также специфические микроклиматические условия.

Были исследованы листья яблони *Malus domestica* сорта Ранет Симиренко с укороченных побегов средней части кроны деревьев, произрастающих в Кабардино-Балкарии на разных высотах: 300 (степная зона), 600 (лесогорная зона), 1200 и 1500 м над у. м. (горная зона). Сбор материала проводили в 2012, 2014 и 2016 гг.

Степная (равнинная) экологическая зона расположена на высоте 200–300 м над у. м. Климат в этой зоне жаркий, засушливый с неустойчивым увлажнением. Здесь часто наблюдаются длительные суховеи (за вегетационный период — 70 сут).

Горная экологическая зона подразделяется на две подзоны: лесогорную (550–800 м) и горно-степную (900–1500 м). Лесогорная подзона в основном теплая, степень увлажнения высокая, наблюдаются кратковременные суховеи (10–15 сут за вегетационный период), горно-степная — умеренно прохладная, среднесуточная температура воздуха в июле 15.6°C. Подзона характеризуется множеством ясных солнечных дней и высокой инсоляцией. Отмечаются кратковременные суховеи (8 сут за вегетационный период).

Фрагменты листьев (1 см²) вырезали между жилками из средней части листовых пластинок и просматривали в режиме высокого вакуума при –30°C с помощью сканирующего электронного микроскопа LEO-1430VP (Carl Zeiss, Германия), оборудованного

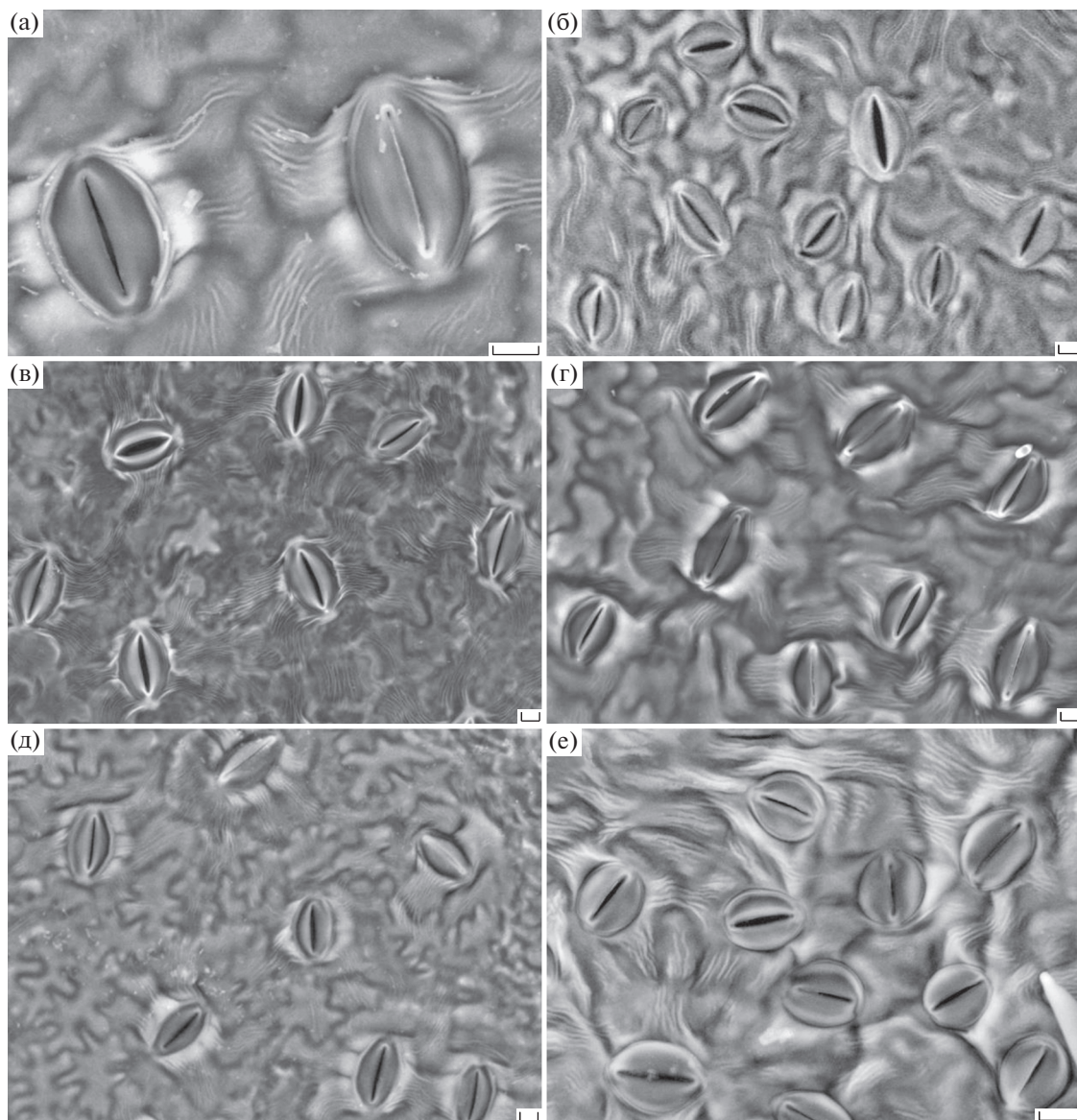


Рис. 1. Изменение морфологии устьиц яблони у деревьев в зависимости от высоты произрастания над у. м. (крио-СЭМ). а – устьица с хорошо выраженными кутикулярными тяжами и перистоматическими кольцами (600 м, 2016 г.). б–е – типичные устьица растений, произрастающих на высотах: б – 1500 (2014 г.), в – 300 (2016 г.), г – 1200 (2016 г.), д – 600 (2016 г.), е – 600 м 2012 г.). Масштаб: 10 мкм.

замораживающей приставкой “Deben CoolStage” (криоСЭМ).

На 10–30 микрографиях каждого образца в программе Image J измеряли в мкм длину и ширину 100–500 устьиц, среднюю площадь основных клеток адаксиального и абаксиального эпидермиса, а также учитывали число устьиц и число кутикулярных тяжей, радиально расходящихся в стороны от каждой устьицы пучков складок периклиальных стенок соседних клеток. Рассчитывали плотность устьиц на единицу поверхности листа. О достоверности различий судили по результатам при-

менения дисперсионного анализа и *t*-критерия. В таблицах приведены средние значения и их ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Независимо от высоты произрастания (300–1500 м над у. м.) листьев яблони сорта Ренет Симиренко гипостоматного типа многочисленные устьица расположены на абаксиальной (нижней) стороне. Устьица относятся к аномоцитному stomatотипу, в котором соседние с замыкающими эпидермальные клетки по своей форме практически не отличаются (рис. 1).

Таблица 1. Размеры клеток адаксиальной и абаксиальной эпидермы и плотность устьиц листьев яблони в горных и равнинных условиях

Год наблюдений	Высота, м над у.м.	Площадь клетки, мкм ²		Число устьиц/мм ²	Доля первичных устьиц
		абаксиальная сторона	адаксиальная сторона		
2012	300	406 ± 25	486 ± 21	216 ± 18	0.038 ± 0.003
2012	600	332 ± 24	466 ± 18	257 ± 76	0.022 ± 0.002
2012	1200	323 ± 11	403 ± 8	218 ± 11	0.054 ± 0.006
2014	300	268 ± 17	350 ± 11	306 ± 21	0.029 ± 0.010
2014	1500	371 ± 8	499 ± 27	311 ± 23	0.055 ± 0.012

Примечание. При вычислении среднего и ошибки в качестве повторности использовали средние значения 5–15 микроизображений, примерно по 0.25 мм² каждое.

Таблица 2. Варьирование средних значений параметров устьиц и эпидермальных клеток у листьев, собранных с трех деревьев (повторности) в горных и равнинных условиях в 2016 г.

Параметр	Высота, м над у.м.	Повторности			Суммарная выборка*
		1	2	3	
Площадь, мкм ² , эпидермальной клетки на абаксиальной стороне	300	338 ± 15	372 ± 9	476 ± 50	396 ± 21(42)
	600	370 ± 23	367 ± 20	366 ± 30	368 ± 13(1)
	1200	343 ± 16	356 ± 27	376 ± 17	356 ± 11(10)
Число устьиц/мм	300	286 ± 11	232 ± 12	215 ± 10	242 ± 9(22)
	600	324 ± 10	356 ± 20	437 ± 18	361 ± 15(33)
	1200	270 ± 18	286 ± 21	254 ± 14	268 ± 11(9)
Доля первичных устьиц	300	0.076 ± 0.015	0.099 ± 0.019	0.077 ± 0.017	0.083 ± 0.010(0.005)
	600	0.077 ± 0.016	0.053 ± 0.011	0.042 ± 0.010	0.055 ± 0.007(0.007)
	1200	0.096 ± 0.014	0.089 ± 0.016	0.077 ± 0.016	0.089 ± 0.009(0.004)
Площадь, мкм ² , эпидермальной клетки на адаксиальной стороне	300	364 ± 29	379 ± 6	557 ± 0.3	433 ± 40(44)
	600	451 ± 23	447 ± 10	378 ± 31	426 ± 18(17)
	1200	376 ± 22	291 ± 32	454 ± 19	374 ± 25(26)

Примечание. * – в скобках приведены ошибки, при расчете которых в качестве повторности использовали средние значения для каждого из деревьев; для табл. 2–4 и 6.

Адаксиальная эпидерма состоит из однотипных плотно расположенных клеток таблитчатой или слегка многоугольной формы, с почти прямыми антиклинальными стенками. Их поверхность покрыта кутикулой в виде длинных прядей и бороздок, которые часто простираются поверх границы нескольких эпидермальных клеток.

Абаксиальная эпидерма в отличие от адаксиальной представлена сложной тканью. В ее состав входят основные эпидермальные и устьичные клетки, а также трихомы (волоски).

В табл. 1 и 2 представлены результаты измерения площади основных эпидермальных клеток абаксиальной и адаксиальной сторон листа. В данных 2012 и 2016 гг. выявляется достаточно отчетливая тенденция уменьшения площади эпи-

дермальных клеток по мере увеличения высоты произрастания растений над у. м., однако сравнение выборок крайних вариантов высоты (300 и 1200 м) в наблюдениях 2016 г. не показало достоверных различий. При этом в 2014 г. сравнение вариантов 300 и 1500 м имеет обратную тенденцию. В обоих исследованиях 2012 и 2016 гг. в варианте высоты 300 м наблюдали более высокие значения площади клеток абаксиальной эпидермы по сравнению со сходными значениями вариантов высот 600 и 1200 м. Для клеток адаксиальной эпидермы вариант высоты 1200 м в те же годы наблюдения имел более низкие значения по сравнению с клетками растений на высотах 300 и 600 м. Плотность устьиц как в 2012, так и в 2016 г. достигала наибольших значений на листьях яблони, собранных на высоте 600 м над у. м. (различия ва-

Таблица 3. Средние значения длины (Д) и ширины (Ш) устьиц листьев яблони в горных и равнинных условиях

Год наблюдения	Высота, м над у.м.	Д, мкм	Ш, мкм	Д/Ш	Повторность*
2012	300	20.3 ± 0.2	14.9 ± 0.1	1.38 ± 0.01	288
2012	600	19.5 ± 0.2	15.5 ± 0.2	1.27 ± 0.01	117
2012	1200	23.6 ± 0.1	15.9 ± 0.1	1.52 ± 0.01	489
2014	300	19.5 ± 0.2	14.4 ± 0.2	1.38 ± 0.02	168
2014	1500**	22.9 ± 0.2 (1.4)	15.1 ± 0.2 (1.2)	1.56 ± 0.02 (0.06)	295

Примечание. * – повторность – число вторичных устьиц данного варианта без учета числа кутикулярных тяжей; ** – средние данные трех деревьев.

риантов высот 600 и 300 м достоверны ($p = 0.04$), в дисперсионном анализе влияние фактора вариантов достоверно при $p = 0.04$).

Особенность клеток, окружающих устьица, – наличие закономерно расположенных складок, собранных в пучки (кутикулярные тяжи) от 2 до 7 возле каждой устьицы (рис. 1). Кутикулярные тяжи в отличие от границ клеток эпидермы хорошо видны на электронных микрографиях. У отдельных устьиц на рис. 1 видно, что на каждой соседней клетке располагается не более 1 тяжа, т.е. число тяжей примерно соответствует числу соседних клеток.

По морфологии и размерам можно выделить два основных типа устьиц: первичные (более ранние) и вторичные (более поздние). Первичные относительно редкие, в большинстве случаев очень крупные, обычно они расположены в центре группы устьиц средних размеров (рис. 1б). Вторичные устьица, наоборот, составляли большую часть выборки (рис. 1). Аналогичное разделение устьиц по времени формирования было описано ранее (Паутов, 2009а; Паутов и др., 2014). Также в эпидерме наблюдали немного очень мелких устьиц, которые находились в ювенильной стадии либо были недоразвиты.

Соотношения первичных и вторичных устьиц различались в разных вариантах (300, 600, 1200 и 1500 м), а также варьировали в разные годы наблюдений (табл. 1 и 2). Доля первичных устьиц во все годы наблюдений была существенно меньше у листьев, собранных на высоте 600 м над у. м. Кроме того, в 2012 и 2014 гг. она была заметно больше у плодовых растений, выращенных в горных условиях на высотах 1200 и 1500 м над у. м., по сравнению с вариантом 300 м. При этом в 2016 г. это различие было отмечено между высотами 300 и 1200 м, но было относительно небольшим.

В табл. 3 и 4 представлены средние значения длины и ширины устьиц. При анализе трехлетних

данных отчетливо видна тенденция увеличения длины вторичных устьиц с увеличением высоты произрастания деревьев над у. м. Аналогичная тенденция проявилась и для ширины устьиц в 2012 и 2014 гг. Средняя длина первичных устьиц в 2016 г. на всех высотах была одинакова.

Средние размеры первичных и вторичных устьиц сильно различались (табл. 4, рис. 2а). Заметно различаются и распределения устьиц этих групп по числу тяжей (рис. 2б). Аналогично выглядят соответствующие графики распределений обеих групп устьиц по ширине (данные не представлены). Длина и ширина первичных устьиц, а также число тяжей в среднем во всех вариантах были существенно выше, чем у вторичных. Тем не менее графики частоты распределений по длине и числу тяжей у обеих групп заметно перекрываются (рис. 2), т.е. имеется большое число устьиц, которые различаются морфологически, но одинаковы по размерам и имеют одинаковое число тяжей. Высокая трансгрессия пиков не позволяет использовать эти параметры в качестве диагностических признаков.

На рис. 1 видно, что устьичные клетки на высотах 1200 и 1500 м более вытянуты, а на высоте 600 м имеют более округлую форму. Различия формы устьиц между высотами можно оценить количественно, рассчитав отношение длины к ширине (Д/Ш). Отношение этих параметров у растений, произрастающих на большой высоте, во все годы наблюдений существенно выше по сравнению с другими вариантами (табл. 3 и 4). Наоборот, в варианте 600 м оно ближе к единице, что особенно четко проявилось в 2012 г. Данные 2016 г. (табл. 4) свидетельствуют, что указанные закономерности примерно в одинаковой степени проявляются как для вторичных, так и для первичных устьиц.

На рис. 3 и 4 представлены графики распределения устьиц по числу околоустьичных тяжей.

Таблица 4. Варьирование средних значений длины (Д, мкм) и ширины (Ш, мкм) устьиц листьев яблони, собранных с трех деревьев (повторности) в горных и равнинных условиях в 2016 г.

Параметр	Высота, м над у.м.	Повторности			Суммарная выборка*
		1	2	3	
Первичные устьица					
Число устьиц	300	24	25	17	66
	600	22	19	12	53
	1200	29	26	18	73
Д	300	29.2 ± 0.5	27.7 ± 0.5	28.6 ± 0.9	28.5 ± 0.4(0.4)
Д	600	28.2 ± 0.8	30.1 ± 0.9	26.4 ± 0.8	28.5 ± 0.5(1.1)
Д	1200	29.1 ± 0.4	27.6 ± 0.5	28.8 ± 0.6	28.5 ± 0.3(0.4)
Ш	300	16.8 ± 0.4	16.4 ± 0.3	17.4 ± 0.3	16.8 ± 0.2(0.3)
Ш	600	17.0 ± 0.3	15.9 ± 0.4	17.4 ± 0.7	16.7 ± 0.3(0.5)
Ш	1200	15.7 ± 0.4	15.9 ± 0.4	16.1 ± 0.4	15.9 ± 0.2(0.1)
Д/Ш	300	1.75 ± 0.05	1.67 ± 0.04	1.62 ± 0.05	1.69 ± 0.03(0.04)
Д/Ш	600	1.45 ± 0.09	1.85 ± 0.03	1.45 ± 0.04	1.57 ± 0.05(0.13)
Д/Ш	1200	1.94 ± 0.05	1.70 ± 0.04	1.77 ± 0.04	1.80 ± 0.03(0.07)
Вторичные устьица					
Число устьиц	300	193	129	150	472
	600	165	177	126	468
	1200	119	104	84	307
Д	300	22.8 ± 0.2	22.6 ± 0.2	24.2 ± 0.2	23.2 ± 0.1(0.5)
Д	600	24.0 ± 0.2	24.7 ± 0.2	21.7 ± 0.2	23.7 ± 0.1(0.9)
Д	1200	24.9 ± 0.3	23.5 ± 0.3	25.0 ± 0.3	24.4 ± 0.2(0.5)
Ш	300	14.3 ± 0.1	14.2 ± 0.1	14.5 ± 0.1	14.3 ± 0.1(0.1)
Ш	600	14.8 ± 0.1	14.3 ± 0.1	15.4 ± 0.2	14.7 ± 0.1(0.3)
Ш	1200	13.5 ± 0.2	13.5 ± 0.2	14.3 ± 0.2	13.7 ± 0.1(0.3)
Д/Ш	300	1.52 ± 0.01	1.60 ± 0.02	1.64 ± 0.02	1.59 ± 0.01(0.04)
Д/Ш	600	1.57 ± 0.02	1.62 ± 0.02	1.39 ± 0.02	1.54 ± 0.01(0.07)
Д/Ш	1200	1.87 ± 0.03	1.78 ± 0.03	1.70 ± 0.02	1.78 ± 0.02(0.05)

Примечание. * — в скобках приведены ошибки, при расчете которых в качестве повторности использовали средние значения для каждого из трех деревьев. Получаемые при этом средние значения практически не отличались от приведенных в таблице, поэтому их значения не представлены.

Полученные данные свидетельствуют о том, что соотношение устьиц с различным числом тяжей, а значит и с различным числом соседних клеток, достаточно лабильно. В 2012 и 2014 гг. среди устьиц у растений, которые произрастают на высоте 1200 м, преобладало относительно большое число тяжей, а распределения в вариантах 300 и особенно 600 м были заметно сдвинуты в сторону устьиц с небольшим их числом (рис. 3). Наоборот, в 2016 г. во всех

вариантах были наиболее многочисленны устьица с четырьмя тяжами. Очень близки между собой и распределения, соответствующие отдельным деревьям (рис. 4).

Как свидетельствуют данные рис. 2, первичные устьица имеют большую длину и одновременно в среднем имеют большее число тяжей по сравнению с вторичными. Между числом околоустьичных тяжей и размерами устьиц имеется за-

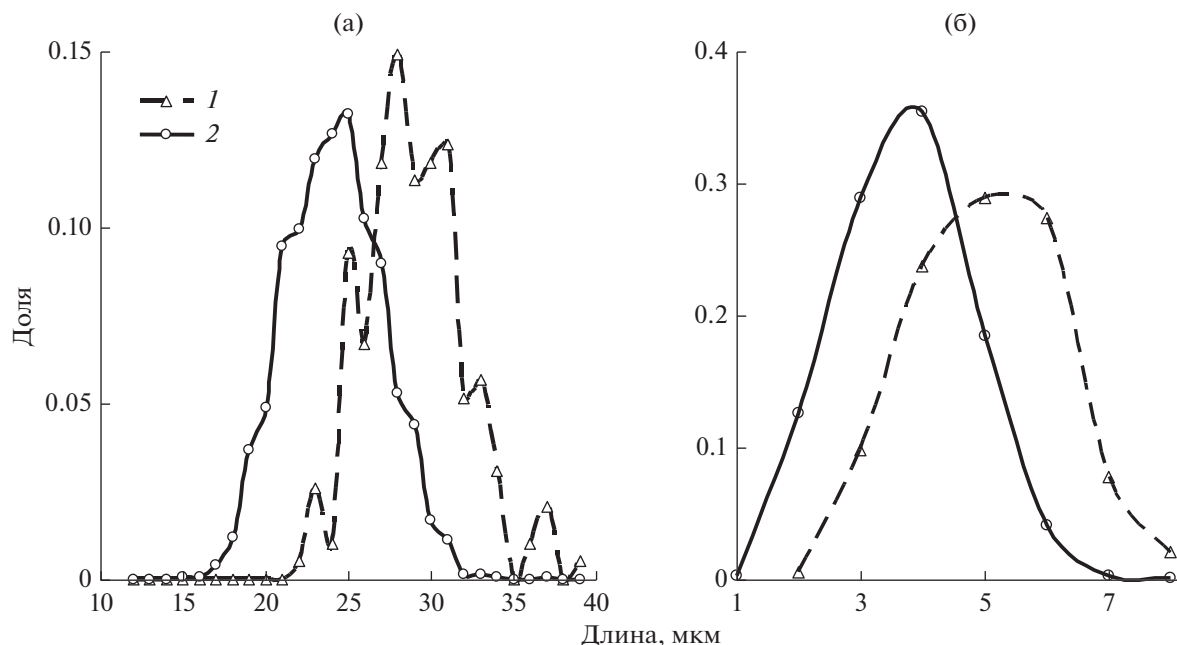


Рис. 2. Распределение первичных (1) и вторичных (2) устьиц по длине (а) и числу тяжей (б) (сумма вариантов 2016 г.).

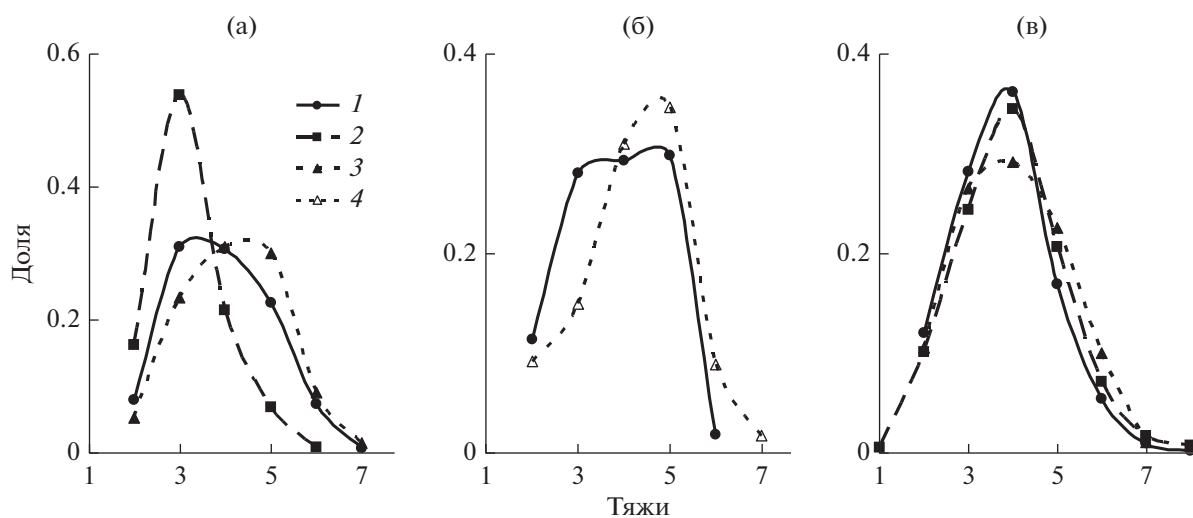


Рис. 3. Распределение устьиц на листьях яблони, произрастающих в равнинных и горных условиях по числу кутикулярных тяжей (средние данные по вариантам 300 (1), 600 (2), 1200 (3) и 1650 (4) м над у. м. в 2012 (а), 2014 (б) и 2016 гг. (в)).

метная корреляция, поэтому зависимость между этими показателями была исследована более подробно. На рис. 5 представлены графики зависимости средней длины первичных и вторичных устьиц в 2016 г. от числа тяжей. Во всех вариантах устьица с большим числом тяжей в среднем имели и большую длину. Сходные графики можно построить и для зависимости от числа тяжей средней ширины устьиц. Расположение экспериментальных точек позволяет предположить, что зависимость в обоих случаях близка к линейной,

а отклонения носят случайный характер. При этом большей повторяемости у вторичных устьиц по сравнению с первичными соответствовало и более близкое к прямой линии расположение точек. Поэтому были рассчитаны параметры a и b линии регрессии $Y = b \times X + a$ (Y – длина или ширина устьиц, X – число кутикулярных тяжей) и ее доверительный интервал. Поскольку количество устьиц в группах с разным числом тяжей сильно различалось (рис. 5), при построении регрессии и вычислении ее параметров использовали весовой

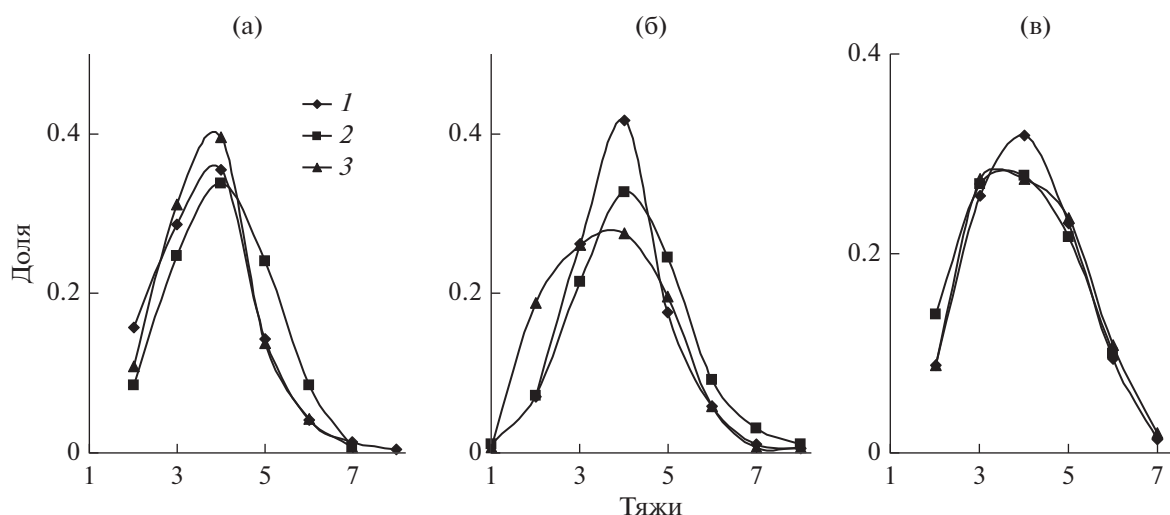


Рис. 4. Варьирование формы кривой распределения устьиц по числу тяжей у разных деревьев (1–3) в равнинных и горных условиях (варианты 300 (а), 600 (б) и 1200 (в) м над у. м., 2016 г.).

метод (Себер, 1980). В качестве весов использовали повторность, с которой были получены средние значения длины или ширины для устьиц с определенным числом тяжей.

В табл. 5 и 6 приведены значения параметров линейной регрессии зависимости длины и ширины устьиц от числа кутикулярных тяжей. Судя по значениям b (коэффициент наклона кривой), увеличение числа тяжей на 1 приводило к возрастанию длины устьица на 0.6–2 мкм и ее ширины на 0.1–0.6 мкм. Коэффициенты b для длины достигали достоверных значений у обоих типов устьиц почти для всех деревьев. Это свидетельствует о том, что зависимость длины устьиц от числа тяжей действительно существует. Во всех вариантах значения b первичных устьиц превышали значения вторичных, а в вариантах высот 300 и 600 м это превышение было достоверным

($p = 0.021$ и 0.048 соответственно). В наблюдениях 2012 и 2016 гг., в которых были исследованы растения, находящиеся на высоте 600 м над у. м., в этом варианте отмечена тенденция увеличения коэффициента b . Однако в целом достоверных различий между высотами не было, т.е. линии регрессии в разных вариантах почти параллельны одна другой. Вероятно, невозможность их статистического различия обусловлена высокими отклонениями от средних значений у отдельных деревьев из одной и той же высоты. Вариабельность коэффициента b для ширины устьиц у разных деревьев была еще больше. Ни варианты, ни группы устьиц достоверных различий не показали, а сами значения b для ширины устьиц были достоверными лишь в отдельных случаях (это свидетельствует о слабой зависимости ширины

Таблица 5. Параметры a и b линии регрессии $Y = b \times X + a$ (Y – длина или ширина устьиц, X – число кутикулярных тяжей) у листьев яблони в горных и равнинных условиях

Год наблюдения	Высота, м над у.м.	Длина		Ширина	
		b	a	b	a
2012	300	0.73 ± 0.13	17.5 ± 1.0	0.37 ± 0.07	13.5 ± 0.5
2012	600	1.06 ± 0.10	16.1 ± 0.4	0.22 ± 0.12	14.9 ± 0.5
2012	1200	0.95 ± 0.11	19.6 ± 1.1	0.18 ± 0.16	15.1 ± 1.6
2014	300	1.20 ± 0.17	15.0 ± 1.1	0.65 ± 0.08	11.9 ± 0.5
2014	1500*	1.25 ± 0.13	17.7 ± 1.1	0.77 ± 0.16	11.8 ± 1.2

* – использована суммарная выборка трех деревьев.

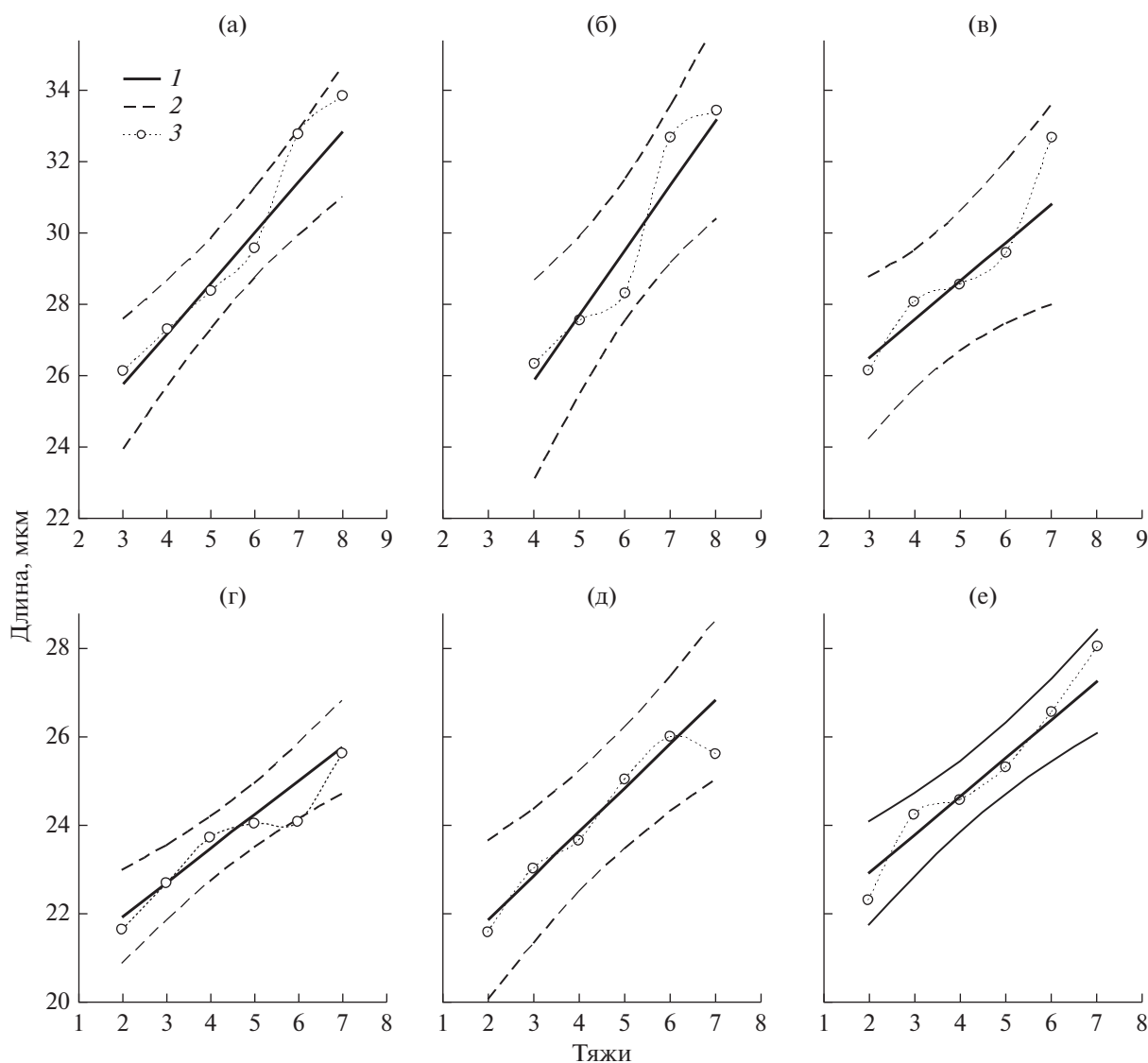


Рис. 5. Зависимость длины устьиц от числа тяжей для первичных (а–в) и вторичных (г–е) устьиц на листьях яблони в горных и равнинных условиях. Регрессия ($Y = b \times X + a$) и ее доверительный интервал ($p = 0.05$) – 1 и 2 соответственно (суммарные данные трех деревьев в 2016 г.). 3 – средние значения длины устьиц с определенным числом тяжей. Параметры линии регрессии рассчитаны весовым методом с использованием числа устьиц для каждой градации числа тяжей в качестве веса. а, г – 300; б, д – 600; в, е – 1200 м над у. м.

устьиц от числа тяжей). Отношение Д/Ш от числа тяжей не зависело.

Коэффициент a в уравнении регрессии имеет физический смысл гипотетической длины (ширины) устьиц, не имеющих тяжей. Значение этого коэффициента как для длины, так и ширины меньше средних размеров устьиц, но имеет тот же порядок. Варьирование этого показателя, очевидно, также обусловлено в большей степени различиями биологии отдельных деревьев. Варианты высоты произрастания статистически неразличимы, однако порядок вариантов по значению

a (длина устьица) одинаков во все годы наблюдений и для обеих групп устьиц ($600 < 300 < 1200$ м).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Особенности микрорельефа листьев яблони в данной работе были изучены в трех основных местах произрастания (300, 600 и 1200 м над у. м). В предгорьях Северного Кавказа условия варианта 600 м были наиболее благоприятны по температурному режиму и влажности для культивирования яблони сорта Ренет Симиренко и получения высокого урожая плодов хорошего качества (Шидаков, 1991; Шидаков, Шидакова, 2006). В горной

Таблица 6. Варьирование параметров a и b линии регрессии $Y = b \times X + a$ (Y – длина или ширина устьиц, X – число кутикулярных тяжей) устьиц листьев яблони, собранных с трех деревьев (повторности) в горных и равнинных условиях в 2016 г.

Параметр	Высота, м над у.м.	Повторности			Суммарная выборка
		1	2	3	
Первичные устьица					
Длина (a)	300	22.6 ± 1.0	21.4 ± 0.7	20.8 ± 0.6	21.5 ± 0.7(0.5)
Длина (a)	600	17.4 ± 0.7	20.5 ± 1.5	18.5 ± 0.7	18.6 ± 1.6(0.9)
Длина (a)	1200	25.9 ± 1.1	22.9 ± 1.2	20.1 ± 0.7	23.4 ± 1.2(1.7)
Длина (b)	300	1.30 ± 0.39	1.32 ± 0.27	1.60 ± 0.33	1.41 ± 0.20(0.10)
Длина (b)	600	2.16 ± 0.29	1.65 ± 0.64	1.43 ± 0.38	1.83 ± 0.40(0.22)
Длина (b)	1200	0.63 ± 0.41	1.04 ± 0.38	1.72 ± 0.31	1.06 ± 0.31(0.32)
Ширина (a)	300	13.6 ± 0.8	15.9 ± 0.6	15.6 ± 0.6	14.8 ± 1.1(0.7)
Ширина (a)	600	15.7 ± 0.7	13.9 ± 0.2	14.1 ± 0.6	15.5 ± 0.5(0.6)
Ширина (a)	1200	15.1 ± 0.4	15.9 ± 0.6	15.6 ± 0.6	15.5 ± 0.9(0.2)
Ширина (b)	300	0.62 ± 0.31	0.11 ± 0.26	0.37 ± 0.32	0.40 ± 0.29(0.15)
Ширина (b)	600	0.25 ± 0.28	0.34 ± 0.10	0.60 ± 0.30	0.21 ± 0.13(0.10)
Ширина (b)	1200	0.31 ± 0.16	0.11 ± 0.26	0.37 ± 0.32	0.25 ± 0.24(0.08)
Вторичные устьица					
Длина (a)	300	19.2 ± 1.1	19.7 ± 0.4	22.1 ± 0.7	20.7 ± 1.1(0.9)
Длина (a)	600	20.6 ± 1.2	21.1 ± 0.6	19.1 ± 0.7	19.8 ± 0.9(0.6)
Длина (a)	1200	21.1 ± 1.4	20.5 ± 0.9	22.4 ± 0.6	21.2 ± 1.3(0.6)
Длина (b)	300	1.02 ± 0.19	0.76 ± 0.08	0.57 ± 0.14	0.77 ± 0.13(0.13)
Длина (b)	600	0.89 ± 0.22	0.89 ± 0.11	0.76 ± 0.14	1.00 ± 0.11(0.04)
Длина (b)	1200	1.00 ± 0.28	0.83 ± 0.18	0.67 ± 0.15	0.87 ± 0.16(0.10)
Ширина (a)	300	12.2 ± 0.3	12.3 ± 1.1	13.4 ± 0.8	12.7 ± 0.3(0.4)
Ширина (a)	600	14.2 ± 0.6	13.6 ± 0.5	14.7 ± 0.5	14.4 ± 0.5(0.3)
Ширина (a)	1200	12.5 ± 0.8	13.1 ± 0.2	13.0 ± 0.9	12.9 ± 0.2(0.2)
Ширина (b)	300	0.60 ± 0.05	0.49 ± 0.20	0.29 ± 0.16	0.46 ± 0.03(0.09)
Ширина (b)	600	0.14 ± 0.10	0.16 ± 0.09	0.20 ± 0.10	0.10 ± 0.07(0.02)
Ширина (b)	1200	0.28 ± 0.17	0.10 ± 0.04	0.32 ± 0.21	0.23 ± 0.02(0.07)

и степной зонах данного региона растения подвергались воздействию комплекса специфических для каждой точки стрессоров. В этих условиях плоды яблони мельчают, что приводит к снижению экономических показателей при культивировании данного сорта. Степные растения варианта 300 м, как правило, страдают от высоких температур и засухи. Наоборот, климат в горной зоне вариантов 1200 и 1500 м более прохладный и влажный. Помимо этого на высоте 1200 м атмосферное давление снижается в среднем на 100 мм рт. ст., содержание кислорода с 21 до 18%, влажность уменьшается до 60%, а ультрафиолетовая (УФ) инсоляция увеличивается более чем в 1.5 раза по

сравнению с соответствующими значениями над у. м. моря (Суслов и др., 1999). Высокие дозы УФ-облучения могут приводить к повреждению фотосинтетического аппарата, способствуют возникновению окислительного стресса, вызывают морфологические изменения: уменьшение поверхности и увеличение толщины листьев (Frohnmeier, Staiger, 2003; Nawkar *et al.*, 2013). С увеличением высоты местообитания над у. м. в листьях ряда луговых растений наблюдали увеличение палисадной и губчатой ткани, абаксиального и адаксиального эпидермиса, что приводило к общему утолщению листа (Чхубианишвили и др., 2009).

У растений разных жизненных форм с увеличением высоты произрастания над у. м. плотность устьиц уменьшалась (Körner *et al.*, 1986; Gou *et al.*, 2005), а их размеры увеличивались (Yang *et al.*, 2014). В других работах в условиях горной местности у разных видов растений было отмечено как увеличение, так и уменьшение числа устьиц (Kofidis *et al.*, 2003; Kessler *et al.*, 2007; Kouwenberg *et al.*, 2007).

Изменения параметров микроморфологии в наших исследованиях в целом аналогичны опубликованным ранее (Elias, 1995; Мотылёва, Кузнецова, 2010). Так, было отмечено наибольшее значение плотности устьиц в варианте выращивания яблони без орошения. Это позволяет предположить, что уменьшение этого параметра с высотой произрастания в приведенных выше работах (Körner *et al.*, 1986; Gou *et al.*, 2005) может быть обусловлено повышенной влажностью в горных условиях. Однако в отличие от данных (Elias, 1995), как свидетельствуют полученные нами данные (табл. 1 и 2), наибольшей в течение 2 лет плотность устьиц была в варианте (высота 600 м) с наиболее благоприятными для яблони условиями, в том числе по обеспеченности влагой. На высотах 300 и 1200 м этот показатель был заметно меньшим, что соответствует преимущественно неспецифическому снижению плотности устьиц в стрессовых условиях.

Уменьшение размеров клеток некоторые исследователи считают одной из важнейших особенностей растений холодного климата, способствующих повышению их устойчивости (Мирославов, Кравкина, 1990; Мирославов, 1994). В наших наблюдениях у яблони проявились достаточно устойчивые тенденции уменьшения площади эпидермальных клеток на адаксиальной и абаксиальной сторонах листовой пластинки с увеличением высоты произрастания плодовых деревьев (табл. 1 и 2). Также происходило заметное удлинение замыкающих клеток вторичных устьиц, которое, однако, либо не было монотонным в 2012 г. (табл. 3), либо было совсем невелико в 2016 г. (табл. 4). При этом средняя длина первичных устьиц в 2016 г. во всех вариантах была одинакова. Высокую вариабельность наблюдали как в разные годы, так и у разных деревьев, произрастающих на одной и той же высоте. Это свидетельствует о том, что в определении характера микроморфологии поверхности листьев влияние высотного фактора, вероятно, не имеет решающего значения и сравнимо с влиянием локальных факторов, в частности специфических условий, которые возникают на склонах и проявление которых мало зависит от высоты над у. м.

Большой стабильностью обладал показатель отношения длины к ширине устьиц (табл. 3 и 4). В более благоприятных для яблони условиях (высота 600 м) устьица имели более округлую форму Д/Ш. Наоборот, листья горных растений (на высоте 1200 м) имели более вытянутые устьица и достоверные отличия параметра Д/Ш (для вторичных устьиц) даже в условиях 2016 г., в котором многие другие параметры всех вариантов были сходными. Более вытянутая форма замыкающих клеток горных растений (на высоте 1200 м) также была отмечена как у вторичных, так и у первичных устьиц. Следует отметить, что в наблюдениях 2012 и 2016 гг. значения Д/Ш на высоте 300 м занимали промежуточное положение. Можно предположить, что значения этого показателя определялись в большей степени суммарным неспецифическим воздействием комплекса стрессоров.

Отделить собственно адаптивные реакции от симптомов повреждения достаточно трудно. На наш взгляд, правдоподобным выглядит предположение, что более округлые устьица (на высоте 600 м) более функциональны. Структурное разнообразие эпидермы может быть обусловлено механическими напряжениями и деформациями в ювенильной стадии (при делении и растяжении клеток). В этом случае удлиненные устьица двух других вариантов возникают в результате достаточно резких нарушений нормального развития листа. Вместе с тем нельзя исключить, что в условиях засухи или разреженного горного воздуха большое число нормально функционирующих устьиц могло бы приводить к чрезмерным потерям воды.

Вычисление средних значений параметров не вызывает трудностей при сравнении относительно однородных выборок. Наши данные свидетельствуют о том, что в случае устьиц растений яблони эти выборки не однородны и могут быть разделены на несколько групп. Во-первых, даже визуально можно выделить некоторое число устьиц, находящихся, как правило, в центре группы других устьиц и названных поэтому первичными. В отличие от остальных (вторичных) устьиц первичные устьица более крупные, имеют в целом больше тяжей, а увеличение их размеров с увеличением числа тяжей происходит быстрее. Разделение устьиц на первичные и вторичные, вероятно, соответствует размерным группам устьиц у яблони, а также у некоторых других древесных культур, которые наблюдали ранее (Warabieda *et al.*, 1997; Ganeva, Uzunova, 2010). Во-вторых, устьица с разным числом кутикулярных тяжей также имеют свои особенности, в частности средние размеры устьиц возрастают при увеличении числа тяжей с зависимостью, близкой к линейной (рис. 5).

Очевидно, что увеличение доли вторичных устьиц, а также доли устьиц с небольшим числом тяжей и, соответственно, меньшими размерами будет сказываться на их средних значениях. Подобная неоднородность в изучаемых выборках устьиц приводит к тому, что различия или сходство вариантов по средним размерам могут иметь разную природу. В этом случае, вероятно, полезно сравнивать не средние размеры устьиц, а взаимное расположение кривых зависимости длины от числа тяжей или параметры линии регрессии (a и b), которые не зависят от распределения устьиц по числу тяжей.

Как правило, на одной соседней клетке может располагаться не более одного кутикулярного тяжа. По мнению Паутова (Паутов, 2009б), полиморфизм устьиц связан с их разным возрастом: ранние устьица в массиве клеток на стадии деления могут достигнуть необходимых размеров только за счет деления побочных клеток. По мере развития листа и смене фазы преимущественного деления растяжением у более поздних устьиц появляется возможность достигнуть функционального размера за счет растяжения соседних клеток и без увеличения их числа. В этом случае число кутикулярных тяжей, которое коррелирует с числом соседних клеток, может служить своеобразным индикатором возраста или, точнее, времени закладки устьиц. Естественно предположить, что изменение доли устьиц разного типа и с разным числом тяжей (рис. 3) в наших экспериментах связано с изменениями в характере развития листа.

Вариант (высота 600 м) с оптимальными условиями произрастания отличался существенно более низкой долей первичных устьиц, а у горных растений (высота 1200 м) она во все годы наблюдений была наивысшей (табл. 1 и 2). Соотношение устьиц с разным числом тяжей варьировало в разные годы наблюдений. Можно предположить, что в 2016 г. климатические условия на разных высотах были сходными, что обусловило идентичные распределения устьиц по числу тяжей (рис. 3). В 2012 г. стрессовые явления, характерные для степных и горных территорий, проявились в полной мере и обусловили более раннюю закладку устьиц с большим числом кутикулярных тяжей. Наоборот, при благоприятных условиях варианта (высота 600 м) большая часть устьиц возникла на более поздних этапах при наступлении фазы растяжения основных клеток эпидермы.

Таким образом, стрессоры независимо от их природы оказывают заметное и сходное влияние на микроморфологию поверхности листьев яблони. Это проявлялось в отличиях (достоверных или в виде устойчивой тенденции) варианта (высота 600 м) с наиболее благоприятными для яблони условиями

от двух других вариантов с меньшей и большей высотами (300 и 1200 м) произрастания по показателям плотности, длины и формы устьиц, а также доли первичных устьиц. Изменения, которые можно достаточно однозначно интерпретировать как результат более или менее специфического воздействия высотного фактора, проявились только в виде тенденции монотонного уменьшения размеров эпидермальных клеток на обеих сторонах листа с увеличением высоты над у. м. Неспецифичность воздействия высотного фактора, вероятно, одна из причин неоднозначных результатов в приведенных выше литературных источниках.

Другой причиной, по крайней мере, у растений с устьицами аномоцитного типа может быть их неоднородность. Нами показано, что средние размеры устьиц яблони зависят от числа тяжей и линейно возрастают с его увеличением. Кроме того, можно выделить хорошо различающиеся первичные и вторичные устьица. Поэтому выборки могут отличаться не только собственными размерами устьиц, но также соотношением подгрупп с различными характеристиками в их составе. В этом случае необходимо применять регрессионный анализ, а также учитывать данные о распределении устьиц по группам. Эти дополнительные параметры, по нашему мнению, могут оказаться информативными при изучении механизмов развития устьичного аппарата и его адаптации к условиям внешней среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Василевская В.К.* Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. 183 с.
- Мирославов Е.А.* Структурные адаптации растений к холодному климату // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 20–26.
- Мирославов Е.А., Кравкина Е.М.* Сравнительная анатомия листа растений, произрастающих в горах на разных высотах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 368–375.
- Мотылёва С.М., Кузнецов М.Н.* Микроморфология листьев триплоидных иммунных к парше сортов яблони // Соврем. садоводство – Contemporary horticulture. 2010. № 1. С. 72–78.
- Паутов А.А.* Закономерности филломорфогенеза вегетативных органов растений. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2009а. 219 с.
- Паутов А.А.* Роль морфогенетических корреляций в возникновении гетеростоматности // Бот. журн. 2009б. Т. 94. № 6. С. 785–792.
- Паутов А.А.* Расположение складок микро рельефа на побочных клетках устьиц *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) Ser. (Hydrangeaceae) // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Биология. 2011. № 2. С. 39–44.

- Паутов А.А., Васильева В.А., Крылова Е.Г. Полимофизм устьиц в эпидерме листа *Exbucklandia populnea* (Hamamelidaceae) и его возможное значение // Бот. журн. 2015. Т. 100. № 6. С. 540–549.
- Паутов А.А., Сапач Ю.О., Иванова О.В., Крылова Е.Г. Микрорельеф поверхности листьев цветковых растений: устьичные кольца и выступы // Бот. журн. 2014. Т. 99. № 6. С. 625–640.
- Себер Дж. Линейный регрессионный анализ. М.: Мир, 1980. 456 с.
- Сунцова Л.Н., Иншаков Е.М. Древесные растения в условиях техногенной среды города Красноярск // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24. № 1. С. 95–99.
- Сулов Ф.П., Гиппенрейтер Е.Б., Холодов Ж.К. Спортивная тренировка в условиях среднегорья. М.: РГАФК, 1999. 202 с.
- Чхубианишвили Е.И., Чанишвили Ш.Ш., Качаравა Н.Ф., Бадридзе Г.Ш. Структурно-функциональные особенности листьев луговых растений в условиях высокогорий Малого Кавказа // Физиология и биохимия культурных растений. 2009. Т. 41. № 2. С. 132–139.
- Шидаков Р.С. Сортимент яблони и совершенствование его путем селекции в предгорьях Северного Кавказа. Нальчик: Эльбрус, 1991. 303 с.
- Шидаков Р.С., Шидакова А.С. Экономическая оценка сортов и элит яблони в агроландшафтах в разных экологических зонах Северного Кавказа // Успехи соврем. естествознания. 2006. № 11. С. 12–15.
- Blanke M.M., Höfer M., Pring R.J. Stomata and structure of tetraploid apple leaves cultured in vitro // Ann. Bot. 1994. V. 73. P. 651–654.
- Elias P. Stomata density and size of apple trees growing in irrigated and non irrigated conditions // Biol. Bratislava. 1995. V. 50. P. 115–118.
- Franks P.J., Beerling D.J. Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time // Proc. Nat. Acad. Sci. 2009. V. 106. P. 10343–10347.
- Franks P.J., Farquhar G.D. The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control // Plant Physiol. 2007. V. 143. P. 78–87.
- Franks P.J., Franks P.J., Drake P.L., Beerling D.J. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus* // Plant, Cell Environ. 2009. V. 32. P. 1737–1748.
- Frohnmeier H., Staiger D. Ultraviolet-B radiation-mediated responses in plants. Balancing damage and protection // Plant Physiol. 2003. V. 133. P. 1420–1428.
- Ganeva T., Uzunova K. Comparative leaf epidermis study in species of genus *Malus* Mill. (Rosaceae) // Bot. Serbica. 2010. V. 34. P. 45–49.
- Giday H., Kjaek K.H., Fanourakis D., Ottosen C.O. Smaller stomata require less severe leaf drying to close: a case study in *Rosa hydrifolia* // J. Plant Physiol. 2013. V. 170. P. 1309–1316.
- Gou X., Gou X., Chen F., Yang M., Li J., Peng J., Jin L. Climatic response of thick leaf spruce (*Picea crassifolia*) tree-ringwidth at different elevations over Qilian Mountains, northwestern China // J. Arid Environ. 2005. V. 61. P. 513–524.
- Hetherington A.M., Woodward F.I. The role of stomata in sensing and driving environmental change // Nature. 2003. V. 424. P. 901–908.
- Kessler M., Siorak Y., Wunderlich M., Wegner C. Patterns of morphological leaf traits among pteridophytes along humidity and temperature gradients in the Bolivian Andes // Functional Plant Biol. 2007. V. 34. P. 963–971.
- Kofidis G., Bosabalidis A.M., Moustakas M. Contemporary seasonal and altitudinal variations of leaf structural features in oregano (*Origanum vulgare* L.) // Ann. Bot. 2003. V. 92. P. 635–645.
- Kouwenberg L., Kürschner W.M., McElwain J.C. Stomatal frequency change over altitudinal gradients: prospects for paleoaltimetry // Rev. Mineral. Geochem. 2007. V. 66. P. 215–241.
- Körner C., Bannister P., Mark A.F. Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand // Oecologia. 1986. V. 69. P. 577–588.
- Ma Z.S., Jia Y.Y., Wang Y.H., Xuan L.F. Observation of leaf stomata shapes and distribution of large and small stomatas of peach (*Prunus persica* L.) [J] // J. Agricult. Univ. Hebei. 2008. V. 6. P. 018.
- Mizutani M., Kanaoka M.M. Environmental sensing and morphological plasticity in plants // Seminars in cell & developmental biology. N.Y.: Acad. Press, 2017. V. 83. P. 69–77.
- Nawkar G.M., Maibam P., Park J.H., Sahi V.P., Lee S.Y., Kang C.H. UV-induced cell death in plants // Intern. J. Mol. Sci. 2013. V. 14. P. 1608–1628.
- Royer D.L. Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO₂ concentration // Rev. Palaeobot. Palynol. 2001. V. 114. P. 1–28.
- Šantrůček J., Vráblová M., Šimková M., Hronková M., Drtinová M., Květoň J., Neuwirthová J. Stomatal and pavement cell density linked to leaf internal CO₂ concentration // Ann. Bot. 2014 V. 114. P. 191–202.
- Stenström A., Jónsdóttir I.S., Augner M. Genetic and environmental effects on morphology in clonal sedges in the Eurasian Arctic // Am. J. Bot. 2002. V. 89. P. 1410–1421.
- Warabieda W., Olszak R.W., Dyki B. Morphological and anatomical characters of apple leaves associated with cultivar susceptibility to spider mite infestation // Acta Agrobot. 1997. V. 50. P. 53–64.
- Wild A., Wolf G. The effect of different light intensities on the frequency and size of stomata, the size of cells, the number, size and chlorophyll content of chloroplasts in the mesophyll and the guard cells during the ontogeny of primary leaves of *Sinapis alba* // Z. Pflanzenphysiol. 1980. V. 97. P. 325–342.
- Yang X., Yang Y., Ji C., Feng T., Shi Y., Lin L., He J.S. Large-scale patterns of stomatal traits in Tibetan and Mongolian grassland species // Basic Appl. Ecol. 2014. V. 15. P. 122–132.

Polymorphism of Stomata in the Leaves of Apple Tree *Malus domestica* Borkh. in the Mountains and on the Plain

A. V. Babosha^{1, #}, T. Kh. Kumachova², A. S. Ryabchenko¹, and G. I. Komarova¹

¹*Tsitsin Main Botanical Garden RAS, ul. Botanicheskaya 4, Moscow, 127276 Russia*

²*Timiryazev Russian State Agrarian University, ul. Timiryazevskaya 49, Moscow, 127550 Russia*

[#]*e-mail: phimmunitet@yandex.ru*

The polymorphism of stomata of apple tree leaves (*Malus domestica*) in the mountains and on the plain was studied by scanning electron microscopy. The leaves of an apple-tree were hypostomata type with anomocytic stomata and radially diverging cuticular folds, united in bundles-cuticular bands, the number of which, as a rule, corresponded to the number of epidermal cells surrounding the stomata. The average size of stomata increased linearly with an increase in the number of cuticular bands. Under favorable conditions (600 m), a high density of stomata was observed in a more rounded form. Stress conditions – from high temperatures and droughts in the plain (300 m) to high insolation and temperature differences in the mountains (1200 m) exerted the same effect on the micromorphology of the leaf surface, and the effect of the altitude factor was manifested only in a decrease in epidermal cell size.