

АНАТОМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ЛИСТКІВ ВИСОКОГІРНИХ ВИДІВ *GENTIANA LUTEA* L., *GENTIANA PUNCTATA* L., *GENTIANA ACAULIS* L. ФЛОРИ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Грицак Л.Р.¹, Нужина Н.В.², Гайдаржи М.М.², Дробик Н.М.¹

¹Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка
вул. М. Кривоноса, 2, 47028, м. Тернопіль

²Навчально-науковий центр «Інститут біології та медицини»
Київського національного університету імені Тараса Шевченка
вул. Симона Петлюри, 1, 01032, м. Київ
hrytsak1972@gmail.com, drobyk.n@gmail.com,
nuzhynan@gmail.com, gaidarzhny@ukr.net

Представлено результати порівняльного аналізу анатомічної будови листків рідкісних високогірних близькородних таксонів *Gentiana lutea* L., *Gentiana punctata* L., *Gentiana acaulis* L. Які характеризуються різною висотною диференціацією в межах 1488–1950 м н. р. м. в Українських Карпатах. Установлено, що еколого-географічні умови росту видів позначилися на товщині епідерми, на розмірах продихів та їх щільності з обох боків листка, щільності клітин мезофілу та кількості шарів палисадної та губчастої тканини. У рослин *G. lutea* товщина епідерми, а також її зовнішньої клітинної стінки з обох боків листка на 12,2–13,7% є більшою, порівняно з іншими видами. Кількість продихів і розмір підпродихових камер з абаксального боку в цього таксону майже втричі більші, порівняно з адаксальним боком. Вид *G. punctata* подібний до субальпійського таксону *G. lutea* за більшістю анатомічних ознак, а саме: за розмірами продихів, їх щільністю на адаксальній та абаксальній поверхнях листка, структурою мезофілу. Водночас рослини *G. punctata* характеризуються тоншою епідермою та її зовнішньої клітинної стінкою з обох боків. За цими ознаками *G. punctata* наближений до альпійського виду, якому властиві менші розміри клітин епідерми та продихів, більша кількість продихів, збільшення шарів палисадного мезофілу та його щільності. Це вказує на значний адаптаційний потенціал *G. acaulis* до росту в альпійській зоні. Особливості анатомії *G. punctata* дозволяють йому рости як у субальпійському, так і в альпійському поясі. Однак більша його спорідненість із видом *G. lutea* свідчить про те, що сприятливішими для нього є умови субальпійської зони. Тому висотне зміщення рослинних поясів за глобального потепління може значно ускладнити процес виживання видів *G. punctata* та *G. lutea* в нових умовах. **Ключові слова:** *Gentiana* L., анатомічна будова листка, адаптація, кліматичні зміни.

Anatomical leaf features of high-alpine species *Gentiana lutea* L., *Gentiana punctata* L., *Gentiana acaulis* L. from the Ukrainian Carpathians. Hrytsak L., Nuzhyna N., Gaidarzhny M., Drobyk N.

The results of the comparative analysis of the leaf anatomical structure of rare alpine, closely related taxa *Gentiana lutea* L., *Gentiana punctata* L., *Gentiana acaulis* L are presented. These species are characterized by different altitude differentiation within 1488–1950 m a.s.l. in the Ukrainian Carpathians. The ecological and geographical conditions of the species' growth have been found to have an effect on the thickness of the epidermis, on the size of the stomata and on their density on both sides of the leaf, on the density of mesophyll cells and the number of layers of palisade and spongy tissue. In *G. lutea* plants, the thickness of the epidermis, as well as its outer cell wall on both sides of the leaf is 12.2–13.7% larger than other species. The stomata number and the size of the substomatal cavity on the abaxial side of this taxon are almost three times greater, compared to the adaxial side. It is established that the species *G. punctata* is similar to the subalpine taxon *G. lutea* in most anatomical features, namely: the size of stomata, their density on the adaxial and abaxial leaf surfaces, the structure of mesophyll. At the same time, *G. punctata* plants are characterized by a thinner epidermis and its outer cell wall on both sides. By these features, *G. punctata* is close to the alpine species, which has smaller epidermal cells and stomata, a greater number of stomata, an increase in palisade mesophyll layers and its density. This indicates a significant adaptation potential of *G. acaulis* to growth in the alpine zone. Features of *G. punctata* anatomy allow these plants to grow in both the subalpine and alpine zones. However, its greater affinity with *G. lutea* indicates that the conditions of the subalpine zone are more favorable to it. Therefore, high-altitude displacement of vegetation zones under global warming can significantly complicate the survival of *G. punctata* and *G. lutea* species under new conditions. **Key words:** *Gentiana* L., leaf anatomy, adaptation, climate change.

Постановка проблеми. Аналіз наукових праць [1; 2] показав, що вплив глобального потепління на наземні екосистеми виявився більшим в арктичній тундрі та високогірних районах, ніж в інших районах. Вважають, що прогнозований темп глобального потепління в гірських екосистемах буде втричі вищим, ніж середній показник глобального потепління, зафіксований протягом ХХ століття [3]. Усі перспективні сценарії стану біорізноманіття

у ХХІ столітті вказують на скорочення альпійського середовища існування та втрату багатьох європейських високогірних рослин [4, 5]. Висунуто гіпотезу, що популяції видів рослин можуть зберегтись у своїх сучасних локалітетах і протистояти змінам навколишнього середовища лише за умови значного адаптаційного потенціалу [6]. В останнє десятиліття зазначають також і про зсув висотних поясів рослинності на вищі гіпсометричні рівні, зокрема

й в Українських Карпатах [7]. Лише значна фенотипова пластичність фізіологічних, морфологічних та анатомічних ознак високогірних видів дозволить їм переміститись на вищі гіпсометричні рівні, де вони будуть піддаватись сильнішій дії вітру та знаходитись в умовах більшого дефіциту ґрунтової вологи.

Актуальність досліджень. З огляду на вищезазначене необхідним є проведення досліджень, які дозволять вивчити екологічні стратегії високогірних рідкісних видів та оцінити перспективи їх виживання в умовах глобального потепління.

Аналіз останніх досліджень і публікацій. З'ясувати основні шляхи та закономірності формування у високогірних видів адаптацій до конкретних умов існування дозволяє проведення порівняльного аналізу анатомічної будови їх органів, особливо листків [8, 9, 10]. За особливостями структурних перебудов листків у конкретних видів рослин можна встановити напрям довготривалих адаптивних процесів, які і сприяли формуванню певних екологічних стратегій [9, 10]. За зміною якісних та кількісних показників, насамперед епідермісу, мезофілу і продигового апарату, можна визначити реакцію рослин на параметри світлового, температурного та водного режимів умов існування [10].

Виділення невирішених раніше частин загальної проблеми, котрим присвячується означена стаття. Дослідження екологічних стратегій рослин, які сформувались у відповідь на умови їх існування, доцільно проводити у близькородинних видів [11]. Саме тому було обрано три рідкісних високогірних види (*Gentiana lutea* L., *Gentiana punctata* L., *Gentiana acaulis* L.), котрі мають різну висотну диференціацію та приурочені до різних рослинних поясів. Вид *G. lutea* входить до складу субальпійських луків (лише іноді – альпійських), оптимальний висотний діапазон для росту рослин цього таксону знаходиться в межах 1488–1742 м н. р. м. [12]. *G. punctata* належить до складу як субальпійських, так й альпійських угруповань та росте в діапазоні від 1750 м н. р. м. до 1900 м н. р. м. Вид *G. acaulis* є представником альпійських ценозів, зрідка трапляється у складі субальпійських лук, росте на висотах у межах 1850–1950 м н. р. м. У науковій літературі приділено значну увагу питанням хорології та популяційної організації цих видів [13, 14]; досліджено вміст пігментів та їхнє співвідношення у фотосинтетичному апараті рослин [15]. Однак відсутні відомості, які стосуються особливостей анатомічної будови листків цих таксонів.

Новизна. У роботі вперше вивчено анатомію листків високогірних видів *G. lutea*, *G. punctata*, *G. acaulis* флори Українських Карпат.

Методологічне або загальнонаукове значення. Сучасні концептуальні засади збереження фіторізноманіття в умовах трансформації екосистем і глобального потепління передбачають ґрунтовне дослідження екології та біології рідкісних видів. У цьому

контексті анатомічні особливості видів, поряд із фізіологічними та морфологічними, визначають їхню здатність до виживання в мінливому середовищі. Тому мета нашої роботи полягає у проведенні порівняльного аналізу анатомічної будови листків рослин споріднених видів *G. lutea*, *G. punctata*, *G. acaulis*.

Відбір рослинного матеріалу для проведення анатомічних досліджень було здійснено в таких популяціях видів, розташованих у межах Чорногірського хребта (Івано-Франківська обл.): *G. lutea* – г. Пожижевська, висота 1450 м н. р. м., *G. punctata* – г. Брескул, висота 1800 м н. р. м., *G. acaulis* – г. Брескул, висота 1850 м н. р. м. Усі популяції за віталітетним аналізом належать до процвітаючого типу. Рослинний матеріал, а саме середню частину листка, відбирали в рослин, які знаходились на віргінільній стадії онтогенезу, у фенофазу масового цвітіння (по два листка із п'яти особин).

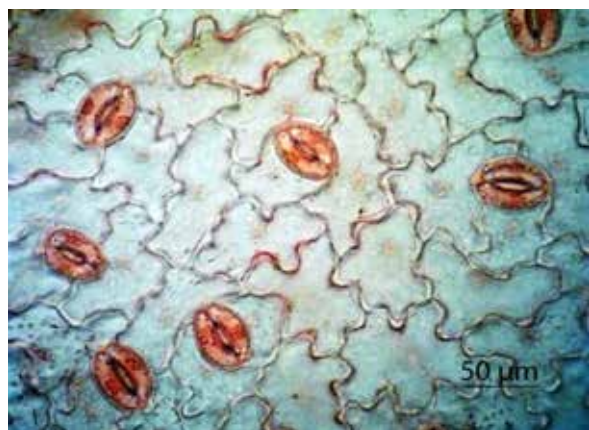
Зразки фіксували в суміші ФАА (формалін (5 частин): льодяна оцтова кислота (5 частин): 70% етиловий спирт (90 частин)) та заливали в желатин за стандартною методикою [16]. За допомогою заморожувального мікроскопа виготовляли поперечні зрізи листка товщиною 10–15 мкм. Зрізи забарвлювали сафраніном. Також проводили мацерацію листків із метою вивчення структур адаксіальної та абаксіальної епідерми листка. Під час описування епідерми листової пластинки використовували методики С.Ф.Захаревича(1954)[17]іМ.А.Баранової(1985)[18].

Мікроскопічні виміри проводили за допомогою окуляр-мікромметра на мікроскопі XSP-146TR та програми ImageJ. Фотографії були зроблені за допомогою цифрової камери CanonPowerShot A630. Статистичну обробку даних, а саме дисперсійний аналіз ANOVA з використанням критерію достовірної різниці групових середніх Тьюкі (Honestly Significant Difference), виконано за допомогою програмного забезпечення Prism Graphpad 6. Під час перевірки статистичних гіпотез у дослідженні приймався критичний рівень значимості, який дорівнює 0,05.

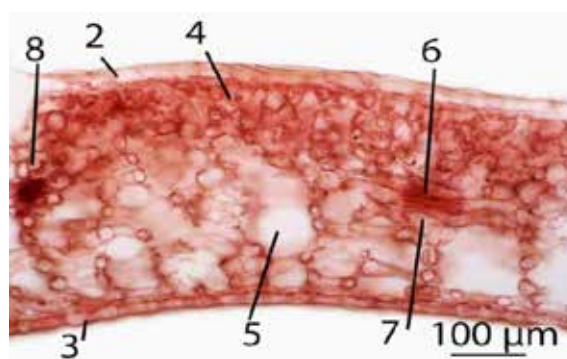
Викладення основного матеріалу. Результати наших досліджень показали, що в рослин усіх розглянутих видів роду *Gentiana* з адаксіального та абаксіального боків проєкції площі епідермальних клітин розпластані або витягнуті; основні епідермоцити мають крупно-хвилясті обриси (рис. 1 а, в, г). Лише в рослин *G. punctata* кути з'єднання епідерми сусідніх клітин є більш загостреними [19]. Листки усіх досліджуваних рослин укріплені одношаровою епідермою з тонкою кутикулою. Товщина епідерми, а також її зовнішньої клітинної стінки з обох боків листка у рослин *G. lutea* на 12,2–13,7% є більшою, порівняно з іншими видами (рис. 2). Тоді як види *G. punctata* та *G. acaulis* за показниками цих параметрів достовірно значимо між собою не відрізняються. Особливістю всіх таксонів є відсутність трихом на поверхні епідерми. Листки в них амфістоматичного типу, що властиво для більшості ксеро-

фітів або мезофітів, пристосованих до посушливих умов [20]. Продихи в усіх досліджених видів аномоцитні, видовжено-овальної форми та оточені 3–4 клітинами (рис. 1 а, в, г). У рослин видів *G. lutea* і *G. punctata* кількість продихів і розмір підпродихових камер з абаксiального боку майже втричі більші, порівняно з адаксiальним боком. В особин

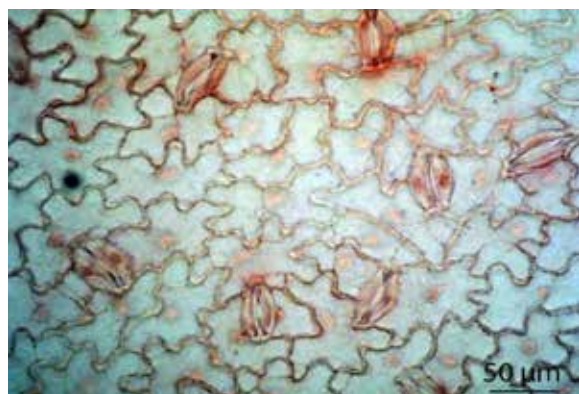
виду *G. acaulis* різниця в показниках щільності продихів на верхньому та нижньому боці епідерми становить менше, ніж 10%. Відповідно, це позначається й на міжвидових відмінностях. Так, серед досліджених видів найбільша кількість продихів на 1 мм² листової поверхні властива рослинам *G. acaulis*. У представників цього виду щільність



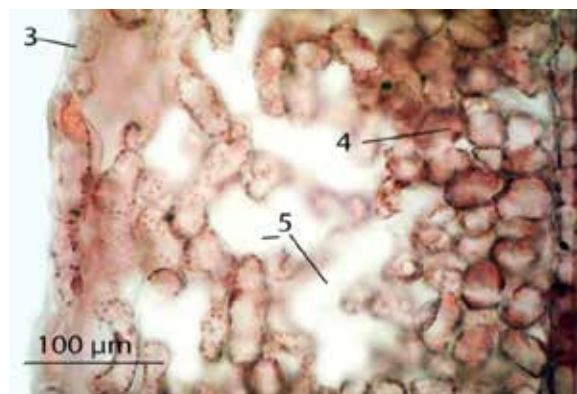
а



б



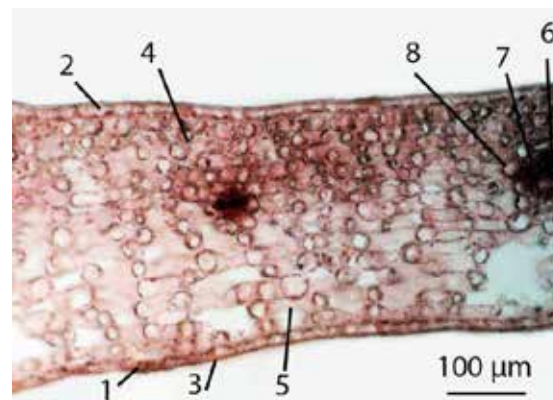
в



г



д



е

Рис. 1. Мікрофотографії листків: *Gentiana lutea* L. (а, б); *Gentiana punctata* L. (в, г); *Gentiana acaulis* L. (д, е) з природи. а, в, г – абаксiальна епідерма; б, г, е – поперечний переріз листка

Умовні позначення: 1 – продих, 2 – адаксiальна епідерма, 3 – абаксiальна епідерма, 4 – мезофіл, 5 – міжклітинники губчастого мезофілу, 6 – ксилема, 7 – флоема, 8 – паренхімна обкладка пучків.

продихів на адаксіальному боці, порівняно з рослинами *G. lutea*, є більшою у 3,1 рази, а із представниками *G. punctata* – у 3,5 рази.

На абаксіальній поверхні листка їхня щільність в особин *G. acaulis* також є більшою на 11,6% і 11,8%, відповідно (рис. 2 E). Це закономірно відобразилось на розмірах продихів. Так, найбільша довжина продихів з обох боків спостерігається в рослин *G. punctata*, а найменша – у рослин *G. acaulis*. У останнього виду їхня довжина з обох боків на 12,5% є меншою, порівняно з *G. lutea* і *G. punctata* (рис. 2 C). Показники ширини продихів досто-

вірно значимо не відрізняються на обох поверхнях в усіх видів (за винятком, абаксіального боку рослин *G. punctata*) (рис. 2 D).

Відомо, що кількість продихів на одиницю поверхні листка є важливим показником, за яким оцінюють адаптаційний потенціал рослин до екстремальних умов існування та, частково, потенційні можливості водо- та газообміну листків [21]. Цей параметр залежить від двох чинників: концентрації CO₂ в повітрі та вмісту вологи у ґрунті [21; 22]. Концентрація CO₂ зменшується зі збільшенням гіпсометричного рівня. Тому у високогірних рослин

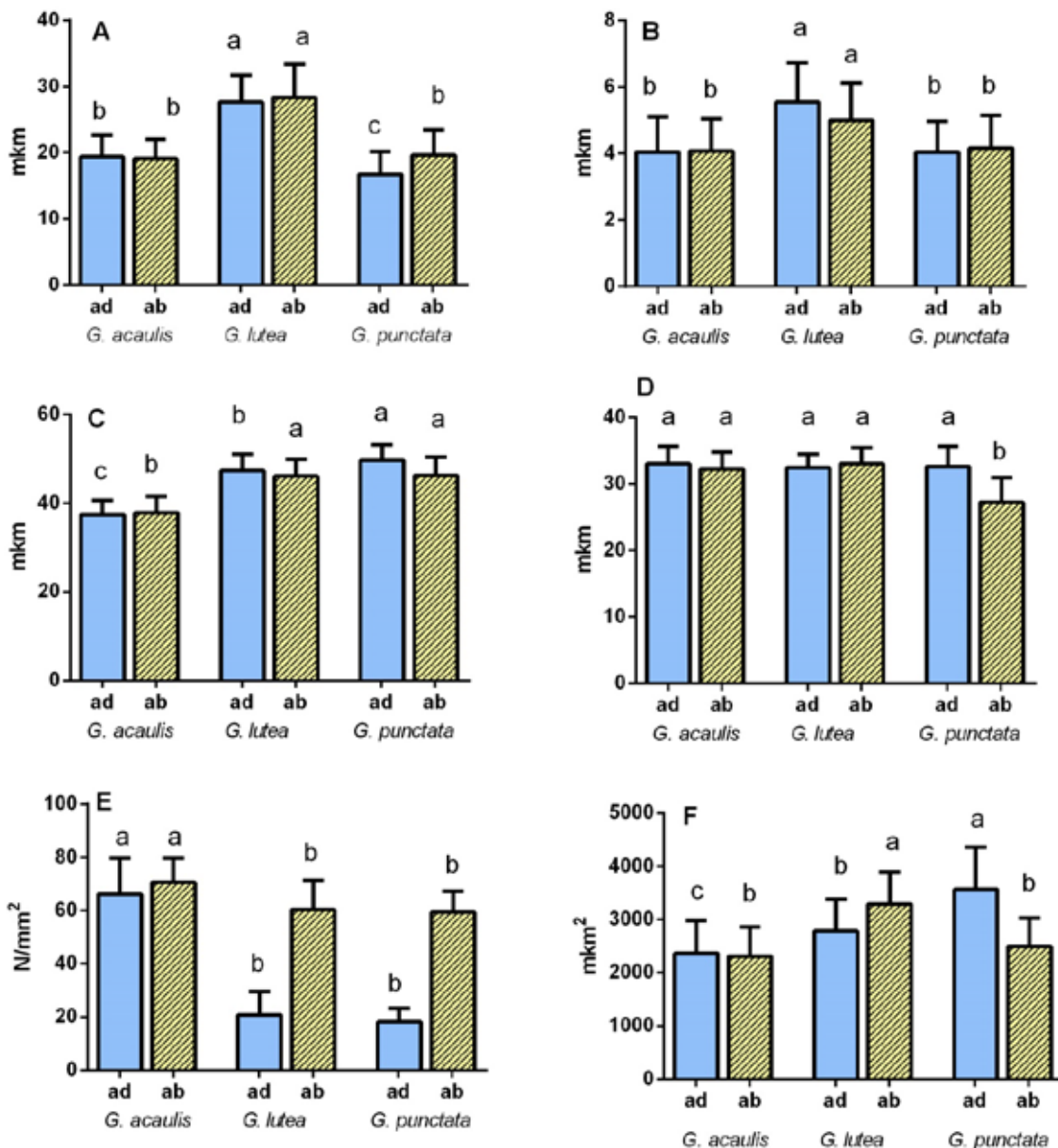


Рис. 2. Морфометричні параметри листків видів роду *Gentiana* L. із природи:

A – товщина епідерми, B – товщина зовнішньої клітинної стінки епідерми, C – довжина продихів,

D – ширина продихів, E – щільність продихів, F – площа епідермоцитів

Умовні позначення: ad – адаксіальна епідерма, ab – абаксіальна епідерма; a, b, c – різні літери вказують на достовірну різницю показників одного боку епідерми між видами за $P \leq 0,05$.

кількість продохів часто збільшується з підвищенням висоти над рівнем моря. Тим самим забезпечується краща дифузія вуглекислого газу до листка [23; 24]. В оселищах, де рослини постійно відчувають водний стрес, адаптивна стратегія змінюється – проблема зменшення втрат води у процесі транспірації стає більше важливою, порівняно з поглинанням CO₂. Реалізація цієї стратегії здійснюється шляхом зменшення кількості продохів на одиницю площі [22]. З огляду на ці дані рослини *G. acaulis* належать до першої групи видів. Збільшення щільності продохів забезпечує надходження до їхніх листків достатньої кількості CO₂, що відображається на показниках їхньої продуктивності та, відповідно, на інтенсивності накопичення сухої речовини на одиницю площі листової поверхні. З іншого боку, велика кількість продохів дозволяє рослинам цього виду за необхідності посилити транспірацію і, як наслідок, збільшити інтенсивність поглинання води із ґрунту та зменшити ризик перегрівання особин за високої інсоляції.

Відсутність значних міжвидових відмінностей між морфометричними параметрами продохів та їх щільністю в рослин *G. lutea* та *G. punctata* і вказує на значну подібність їх адаптивних стратегій.

У разі *G. punctata* це, з одного боку, можна розцінювати як ознаку тривалого росту цього таксону на нижчих висотах у складі субальпійських ценозів. А з іншого – ймовірно, є чинником, який ускладнює виживання його популяцій на вищих гіпсометричних рівнях, особливо в умовах зміни клімату. Рослини виду *G. acaulis*, як уже зазначалось, ростуть на вищих гіпсометричних рівнях. Збільшення щільності продохів на обох поверхнях епідермісу, зменшення площі як клітин епідермісу (рис. 1, 2), так і листової пластинки в цих рослин можна розглядати як посилення ознак ксероморфності за дефіциту вологи у ґрунті [20]. Це підвищує потенційну здатність рослин виду до виживання в сучасних локалітетах.

Досліджені види мають дорзовентральний тип листка, котрий вважається однією з форм адаптацій рослин до росту в умовах значного дефіциту вологи та сильної інсоляції [25]. Проте палісадний мезофіл у цих видів складається не з типових стовпчастих або циліндричних за формою клітин, а із клітин округлої та овальної форми, між якими майже не видно міжклітинників. Кількість шарів палісадного мезофілу варіює залежно від виду. Так, найменша кількість шарів палісадного мезофілу, а саме 4, характерна для *G. punctata*, в рослин *G. lutea* нараховано 5 шарів, а в *G. acaulis* – 6 шарів. Клітини губчастого мезофілу витягнутої неправильної форми, іноді округлі, відокремлені великими міжклітинниками, формують тяжі та містять менше хлоропластів, порівняно з палісадним мезофілом (рис. 1 б, г, д). Загальна кількість шарів мезофілу коливається від 10 до 12, залежно від видової належності рослин. Найбільше значення цього показника характерне для рослин *G. acaulis*. Таку особливість анатомічної

будови листків рослин *G. acaulis* можна пояснити як із погляду «ксероморфозу», так і «фотоморфозу». Під «ксероморфозом» розуміють адаптацію рослин до нестачі вологи, а під «фотоморфозом» – пристосування до умов росту за великої кількості прямої сонячної радіації. В альпійському поясі на щебенистих ґрунтах у сонячну погоду за сильного вітру та низького тиску рослини можуть часто страждати від водного дефіциту. Тому адаптаційні реакції високогірних рослин одночасно є результатом «ксероморфозу» та «фотоморфозу» і проявляються у зменшенні розмірів листків і клітин, збільшенні кількості продохів і сітки жилкування [26], а також у збільшенні кількості шарів і щільності палісадного мезофілу [1, 25]. Саме ці риси морфологічної та анатомічної будови й характерні для рослин *G. acaulis*. Щільніша структура їх листків, мала площа листової поверхні може перешкоджати надмірному зневодненню рослин. Збільшення ж шарів палісадного мезофілу компенсує зменшення площі листової поверхні та забезпечує на достатньому рівні підтримання процесів фотосинтезу.

Що ж стосується провідної системи, то в досліджених видів вона представлена помірно розвинутими відкритими колатеральними пучками, паренхімна обкладка пучків виражена краще в центральному пучку.

Головні висновки. Отже, особливості еколого-географічних умов росту позначились на особливостях анатомічної будови рослин видів *G. lutea*, *G. punctata*, *G. acaulis*. Установлено, що, за морфометричними параметрами анатомічних структур, вид *G. acaulis* значною мірою відрізняється від таксонів *G. lutea* та *G. punctata*. Особливості анатомічної будови листків *G. acaulis* – це результат еволюційних пристосувань, які одночасно спричинені «ксероморфозом» і «фотоморфозом». Тому для цього виду характерно зменшення розмірів листків і клітин епідерми, збільшення кількості продохів і сітки жилкування, а також шарів палісадного мезофілу та його щільності. Відповідно, потенційна можливість до виживання цього виду в умовах глобального потепління є високою. Анатомічна будова виду *G. punctata*, який входить до складу як субальпійських, так й альпійських ценозів, значною мірою подібна до *G. lutea*, а саме: кількість продохів на адаксіальній поверхні листка майже втричі менша порівняно з абаксіальною; палісадний мезофіл представлений 4–5 шарами клітин округлої та овальної форми, між якими майже не видно міжклітинників. Однак для рослин властива тонша епідерма та її зовнішня клітинна стінка, порівняно з *G. lutea*, що сприяє кращій кутикулярній дифузії газів і наближає *G. punctata* за цими ознаками до альпійського виду *G. acaulis*. Очевидно, що комплекс таких анатомічних особливостей рослин *G. punctata* забезпечує їх існування як у субальпійській, так і в альпійській зоні. Проте більша його спорідне-

ність із видом *G. lutea* вказує, що сприятливішими для нього є абіотичні умови субальпійської зони. В умовах же кліматичних змін шанси на виживання *G. lutea* та *G. punctata* в сучасних їх оселищах зменшуються, оскільки підтримувати необхідний рівень водного балансу за такої анатомічної будови буде складно. За висотного зміщення рослинних поясів в умовах глобального потепління рослини видів *G. punctata* та *G. lutea* будуть знаходитись в умовах більшого дефіциту води, вищої інсоляції та силь-

нішої дії вітру, що теж є обмежувачими чинниками для їх успішного вживання в нових оселищах.

Перспективи використання результатів досліджень. Результати наших досліджень не лише значно поглиблюють знання про закономірності формування адаптацій видів *G. lutea*, *G. punctata*, *G. acaulis* до еколого-географічних умов їх росту, але і сприяють більш успішній реалізації програм зі збереження та відновлення популяцій цих рідкісних таксонів у високогір'ї Українських Карпат.

Література

1. Gratani L. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Hindawi Publishing Corporation Advances in Botany*. 2014. Article ID 208747 doi: 10.1155/2014/208747.
2. Larcher W., Kainmuller C., Wagner J. "Survival types" of high mountain plants under extreme temperatures. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 2010. № 205(1). P. 3–18. Doi: 10.1016/j.flora.2008.12.005
3. Nogues-Bravo D., Ara'ujo M.B., Errea M. P., Mart'inez-Rica J.P. Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st Century. *Global Environmental Change*. 2007. № 17(3-4). P. 420–428. Doi: 10.1016/j.gloenvcha.2006.11.007/.
4. Dirnbock T., Essl F., Rabitsch W. Disproportional risk for habitat loss of high-altitude endemic species under climate change. *Global Change Biology*. 2011. № 17(2). P. 990–996. Doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02266.x.
5. Engler R., Randin C.F., Thuiller W. et al. 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology*. 2011. № 17(7). P. 2330–2341. Doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02393.x.
6. Lind ксероморфозу», так і «фотоморфозу». Під «ксероморфозом» розуміють адаптацію рослин до нестачі вологи, а під «фотоморфозом» – пристосування ner M., Maroschek M., Netherer S. et al. Climate change impacts, adaptive capacity and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest ecology and management*. 2010. № 259(4). P. 698–709. Doi: 10.1016/j.foreco.2009.09.023.
7. Кияк В.Г., Штупун В., Білонога В.М. Кліматогенні загрози популяціям рідкісних і ендемічних видів рослин високогір'я Українських Карпат. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2016. Вип. 74. С. 104–115.
8. Астамірова М.А.-М., Умаров М.У., Тайсумов М.А. Анатомо-фізіологіческие адаптации криофильных растений центральной и восточной части главного Кавказского хребта. *Вестник КрасГАУ*. 2016. № 11. С. 114–122.
9. Бойко Л.І. Морфолого-анатомічна характеристика листків рослин різних вікових станів *Murraya exotica* L. *Science Rise: Biological Science*. 2017. № 2(5). С. 51–54.
10. Tian M., Yu G., He N., Hou J. Leaf morphological and anatomical traits from tropical to temperate coniferous forests: Mechanisms and influencing factors. *Sci. Rep.* 2016, № 6, 19703; doi: 10.1038/srep19703.
11. Хроленко Ю.А., Бурундукова О.Л. Екологіческие характеристики строения листа и пластидного аппарата дальневосточных представителей семейства Araliaceae. *Сибирский экологический журнал*. 2013. № 4. С. 487–494.
12. Catorci A., Piermarteri K., Tardella F.M. Pedo-climatic and landuse preferences of *Gentiana lutea* subsp. *lutea* in central Italy. *Plant Ecology and Evolution*. 2014. № 147(2). P. 176–186. Doi:10.5091/plecevo.2014.962.
13. Кобів Ю., Прокопів А., Гелеш М., Борсукевич Л. Поширення, стан популяцій та характеристика оселищ рідкісних і загрожених видів рослин у північній частині Свидовця (Українські Карпати). *Вісник Львів. університету. Серія біологічна*. 2009. Вип. 49. С. 63–82.
14. Майорова О.Ю., Грицак Л.Р., Мельник В.М., Терехова Г.І., Дробик Н.М. Поширення і стан популяцій *Gentiana lutea* L., *G. punctata* L. та *G. acaulis* L. в Українських Карпатах. *Інтродукція рослин*. 2013. № 3. С. 21–28.
15. Грицак Л.Р., Нужина Н.В., Дробик Н.М. Особливості пігментного комплексу високогірних видів роду *Gentiana* L. флори Українських Карпат. *Наукові записки ТНПУ. Серія: біологія*. 2019. Вип. 75, № 1. С. 129–140. Doi: 10.25128/2078-2357.19.1.17.
16. Romeis V. *Mikroskopische Technik*. München, R. Oldenbourg, 1948. 695 s.
17. Захаревич, С.Ф. К методике описания листа. *Вестник Ленинградского университета*. 1954. № 4. С. 65–75.
18. Баранова, М.А. Классификация морфологических типов устьиц. *Ботанический журнал*. 1985. № 70(12). С. 1585–1595.
19. Грицак Л.Р., Нужина Н.В., Дробик Н.М. Особливості анатомічної будови листової пластинки *Gentiana punctata* L. в умовах *in vitro* та *in situ*. Abstract of The international research and practical conference "The development of nature sciences: problems and solutions", April 27–28, 2018. Brno : Baltija Publishing, 2018. P. 51–53.
20. Овруцька І.І. Анатомо-морфологічні ознаки листків *Sium latifolium* L. у різних умовах зростання. *Ukr. Botan. Journ.* 2012. № 69(1). С. 67–73.
21. Бендер О.Г., Зотикова А.П., Велисевич С.Н. Особенности водного обмена и состояния пигментного комплекса хвои кедрового (Pinus sibirica Du tour) в горах северо-восточного Алтая. *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2009. № 3 (7). С. 63–72.
22. Schoettle A.W., Rochelle S.G. Morphological variation of Pinus flexilis (Pinaceae), a berddispersed pine, across a range of elevations. *American Journal of Botany*. 2000. № 87(12). P. 1797–1806.
23. Korner Ch., Neumayer M., Menendez-Riedl S.P., Smeets-Scheel A. Functional Morphology of Mountain Plants. *Flora*. 1989. № 182. P. 353–383.
24. Woodward F.I. Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium myrtillus* L. taken from a wide altitudinal range. *Oecologia*. 1986. № 70. P. 580–586.
25. Попова О.А. Анатомическое строение листьев некоторых ранневесеннецветущих растений Восточного Забайкалья. *Ученые записки ЗабГПУ*. 2013. № 1(48). С. 37–45.
26. Волков И.В. Введение в экологию высокогорных растений : учебное пособие. Томск : Из-во ТГПУ, 2006. 416 с.