

МЕТОДИКА АНАЛІЗУ АНАТОМІЧНОЇ БУДОВИ ЛИСТКОВИХ ПЛАСТИНОК ВУЗЬКОЛИСТИХ КОСТРИЦЬ НА ПРИКЛАДІ ПОПУЛЯЦІЙ *FESTUCA VALESII* AGG. (POACEAE)

Ірина О. Беднарська

Анотація. У систематиці видів роду *Festuca*, зокрема вузьколистих костриць, в якості провідних діагностичних критеріїв використовують ознаки анатомічної будови листкових пластинок. З метою вивчення їх мінливості у складних систематичних групах автором була розроблена відповідна методика. На прикладі однієї з таких груп, а саме *F. valesiaca* agg., описані підходи та критерії для аналізу 13 анатомічних ознак. Методика дозволяє проводити порівняльний аналіз мінливості популяцій видів роду. У поєднанні з морфометричними показниками, отримані дані дають підстави для виявлення еколого-географічної диференціації видів та оцінки ступеня перекриття діагностичних показників у популяціях критичних таксонів.

Ключові слова: *Festuca*, анатомія, листок, методика досліджень

Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, Львів, 79026, Україна; Ibednarska@mail.ru

Вступ

Злаки є однією з тих небагатьох груп, систематика яких неможлива без урахування анатомічної будови їхніх листкових пластинок. Родоначалником «анатомічної систематики» можна вважати Е. Гаккеля, який у своїй знаменитій «*Monographia Festucarum Europaeum*» (Наскел 1882) обґрунтував використання анатомічного «візерунку» як однієї з найважливіших ознак під час визначення злаків. Відтоді, підходи до класифікацій та розуміння обсягів видів суттєво змінилися, тоді як анатомо-морфологічний метод як був, так і залишається базовим у систематиці не тільки роду *Festuca* L., а й злаків загалом.

Про проблемність систематики видів роду *Festuca* написано вже чимало (Алексєєв 1975; Беднарська 2000а, 2000б, 2006; Тверетінова 1977; VIDAULT 1967; RAWLUS 1983; PILS 1984; Стоунр 1960). Однією з причин браку інформації та розбіжностей у трактуванні таксономічної різноманітності роду є мікроскопічний рівень діагностичних ознак та велика трудомісткість під час роботи з ними.

Попри те, що особливості анатомічної будови листків загально визнані як ключові для визначення, працювала над їх вивченням, в дійсності, дуже обмежена кількість авторів. Питання рівня мінливості цих ознак, впливу на них еколого-географічних факторів, гібридизації та інших чинників залишилися відкритим й досі. Попри те, що, майже одногосно, дослідники описують мінливість

та перекриття таксономічно важливих ознак у критичних таксономічних групах, прикладів їх вивчення на статистично достовірному рівні в Європі практично немає. У зв'язку з цим, під час монографічного опрацювання систематики роду *Festuca* у флорі України, ми стикнулися з необхідністю розробити власну методику вивчення особливостей анатомо-морфологічної диференціації видів роду, яка б враховувала досвід усіх попередників, включала максимальну кількість ознак і відповідала сучасним вимогам нумеричної (фенетичної) таксономії.

В Україні відомо близько 25 видів вузьколистих костриць, які, за типом будови, можна розділити на три великих групи: *F. valesiaca* agg., *F. ovina* agg. та *F. rubra* agg. До кожного з цих видових агрегатів, був виділений свій перелік досліджуваних ознак. У цій роботі ми розглянемо, для прикладу, таксономічно важливі ознаки анатомічної будови *F. valesiaca* agg., або так званих видів «сулькатного» типу, до яких належать *F. valesiaca* Gaud., *F. rupicola* Heuff., *F. saxatilis* Schur, *F. pseudodalmatica* Krajina, *F. macutrensis* Zapal., *F. pseudovina* Hack. ex Wiesb., *F. brevipila* Tracey, *F. arietina* Klokov та інші.

Матеріали і методи досліджень

Диференціацію видів вивчали на рівні популяційних вибірок, які містили по 20-30 зразків рослин. Основні засади під час збору популяційного матеріалу висвітлені в одній з наших попередніх публікацій (Беднарська 2003). Для вивчення особливостей анатомічної

будови листків, з огляду на її мінливість, використовували по 2-3 листкові пластинки з кожного зразка, відповідно, в середньому, для кожної вибірки було виконано й замальовано по 50-100 анатомічних зрізів. Анатомічні препарати виготовляли вручну небезпечним лезом, виконуючи перерізи листкової пластинки на відстані 1/3-1/2 від її основи (піхви). Виготовляли тимчасові препарати у водному середовищі без барвників та фіксаторів.

Загалом нами опрацьовано близько 150 популяційних вибірок цієї групи видів, до яких зарисовано понад 9000 анатомічних зрізів листкових пластинок.

У роботі використовували мікроскоп МБИ-1 зі збільшенням $\times 8$ на $\times 10$. Для схематичного зарисовування анатомії листків використовували рисувальний апарат РА-4. Усі рисунки виконані в одному масштабі, шкала мірної масштабної лінійки була визначена об'єкт-мікрометром.

Результати та їх обговорення

Сучасні мікроскопи дозволяють виводити зображення одразу на екран з подальшим їх збереженням у цифровому форматі. З одного боку це полегшує роботу, оскільки не вимагає вправності й навичок у рисуванні з допомогою рисувального апарату, а також значно заощаджує час. З іншого – фотографія, на відміну від морфологічного рисунку, містить багато «шуму» (зайві з огляду на конкретну мету деталі, нерізде зображення певних фрагментів у випадку виконання зрізу небезпечним лезом, заломлення світла, та ін.). Ключова перевага анатомічного рисунку – це чітке, однозначне зображення/виокремлення важливої для дослідника чи конкретної роботи інформації. Звичайно, в авторських рисунках є певна суб'єктивність, однак, в них також є авторське бачення, що є дуже важливим у роботі з критичними групами. Також набагато зручнішим у роботі є архів з рисунків – 75 зрізів однієї вибірки вміщуються на п'яти аркушах, тоді як перегляд 75 фотографій істотно сповільнює роботу.

Загальна схема анатомічного перерізу листкової пластинки зображена на Рис. 1.

Серед кількісних ознак анатомічної будови листкових пластинок були враховані наступні:

- I. Діаметр листкових пластинок;
- II. Кількість ребер;
- III. Кількість провідних пучків;

IV. Кількість тяжів склеренхіми разом із вкрапленнями (ізольовані 1-3 клітини).

Переважає більшість анатомічних ознак належить до категорії якісних, відповідно, для їх аналізу, кожна ознака була розділена на певну кількість класів (градацій), які відображають амплітуду мінливості цієї ознаки. Оскільки асиметрія в анатомічній будові листка трапляється досить часто, ознаки правої та лівої половинок пластинки кодувалися окремо; у підсумку обраховувалося їх середнє арифметичне значення. Треба зазначити, що асиметрія в анатомічній будові сама по собі має інформаційну цінність і, до певної міри, може слугувати показником усталеності виду оскільки, наприклад, вона є характерною ознакою гібридів і таксонів гібридогенного походження.

Нижче подаємо засади поділу на градації якісних ознак:

V. За формою перерізу пластинка може бути:

- 1) овально-клиновидна без зовнішніх ребер (Рис. 1 d, h);
- 2) клиновидна з ребрами (Рис. 1 c);
- 3) із впалими боками (Рис. 1 j).

VI. За товщиною центральний тяж склеренхіми:

- 1) тонкий (1-2 шари клітин) (Рис. 1 f, h, j);
- 2) середній (наявне невелике потовщення тяжу) (Рис. 1 a, b, g);
- 3) грубий (багатошаровий тяж з майже горизонтальним шаром верхніх клітин) (Рис. 1 c, e).

VII/VIII. За товщиною кутового лівого/правого тяжу склеренхіми:

- 1) тонкий (1 шар клітин) (Рис. 1 a, f, g, h);
- 2) середній (1-2 шари клітин з потовщенням у кутах) (Рис. 1 b, j);
- 3) грубий (3 і більше шарів клітин) (Рис. 1 c, d, e).

IX/X. Тип кутового лівого/правого тяжу склеренхіми:

- 1) короткий, не сягає великої жилки (Рис. 1 a – ліва половинка);
- 2) тонкий з розривом за типом *F. pseudovina* (Рис. 1 a – права половинка);
- 3) тонкий з розривами за типом *F. brevipila* (Рис. 1 f);

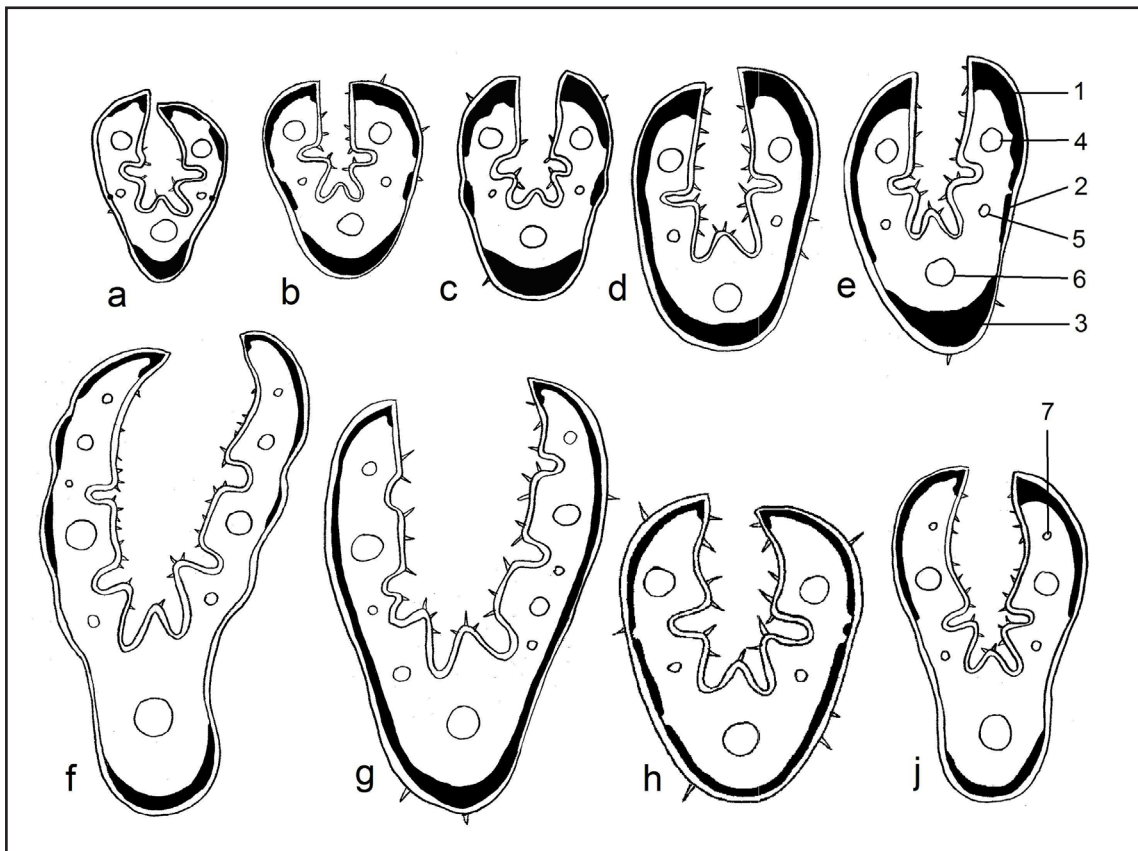


Рис. 1. Схема анатомічних перерізів листкових пластинок *Festuca valesiaca* agg. (a-j). Чорним кольором позначені тяжі склеренхіми: 1 – кутовий тяж; 2 – додатковий тяж; 3 – центральний тяж. Провідні пучки: 4 – велика жилка II величини; 5, 7 – дрібні жилки III величини; 6 – центральна жилка.

Fig. 1. Scheme of anatomical cross-sections of leaves of *Festuca valesiaca* agg. (a-j). Black color represents strands of sclerenchyma: 1 – angular strand; 2 – alternating strand; 3 – central strand. Vascular bundles: 4 – large vein of II value; 5, 7 – small veins of III value; 6 – central vein.

- 4) середній, суцільний (Рис. 1 b, c, j);
 5) злитий з додатковим (Рис. 1 e);
 6) у складі кільця (Рис. 1 d, g).
- XI/XII. Додатковий лівий/правий тяж склеренхіми:
 0) відсутній (Рис. 1 f, j);
 1) у вигляді вкраплення (Рис. 1 a);
 2) помірний (Рис. 1 b, c);
 3) довгий добре виражений (Рис. 1 e – права половина, h – ліва половина);
 4) у складі кільця (Рис. 1 d, g).

- XIII. Розміщення склеренхіми:
 1) у вигляді окремих тяжів (Рис. 1 a, b, c, f, j);
 2) кутові та додаткові тяжі злиті (Рис. 1 e);
 3) розірване кільце (можливі численні розриви) (Рис. 1 h);
 4) суцільне кільце (можливий 1 незначний

розрив) (Рис. 1 d, g).

XIV/XV. Виразність лівого/правого ребра навпроти жилки II величини:

- 0) відсутнє;
 1) слабо виражене (борозна неглибока);
 2) нормальне.

XVI. Довжина опушення на внутрішній поверхні листка:

- 1) середнє;
 2) довге.

XVII. Опушення ззовні листкової пластинки:

- 0) відсутнє;
 1) 1-2 волоски (слабке/помірне опушення);
 2) 3 і більше волосків (інтенсивне опушення).

Задля об'єктивності, а також щоб

мінімізувати втратити інформації (тобто нічого не пропустити) ми постаралися врахувати всі ознаки, які можна зафіксувати, незалежно від того чи використовувалися вони раніше іншими авторами. Тепер, з огляду на отриманий досвід, маємо всі підстави стверджувати, що з точки зору інформативності ознаки є дуже нерівноцінними між собою. Так, з позицій таксономічної значущості ознаки кількості тяжів склеренхіми, форми перерізу чи виразності ребер істотно поступаються іншим. Деякі з ознак, наприклад довжина опушення на внутрішній поверхні листка, виявилась діагностичною (унікальною) лише для одного виду – *F. duvalii* (у цих рослин волоски є дуже короткими). Тоді як у всіх інших видів довжина опушення виявилась приблизно однаковою, або, як виключення, була свідченням оригінальності окремих місцевих популяцій, – деякі з них мали напрочуд довгі волоски, що, однак, може розглядатися лише як прояв мінливості і не є систематично важливим показником. На противагу їм, ступінь розвитку додаткових тяжів і центрального тяжу склеренхіми виявилися найбільш діагностично значущими й такими, що дозволяють разом з діаметром листкової пластинки та морфометричними показниками (12 морфологічних ознак) прослідкувати диференціацію популяцій видів цього складного агрегату.

Усі популяції представників *F. valesiaca* agg. вивчалися нами за єдиною схемою, що дає можливість рівноцінного порівняння їх між собою. На жаль, подібних даних стосовно хоча б одного виду в Європі нема. Узагальнені відомості по видах або дані лише про мінливість окремих

морфологічних параметрів окремих видів не дають можливості порівнювати їх з нашими даними. Це спонукає нас розширювати як регіон досліджень, так і коло досліджуваних таксонів, різноманітність яких в Україні, як виявилось, є набагато більшою ніж вважалося до тепер.

Використані джерела

- АЛЕКСЕЕВ Е.Б. 1975. Узколистные овсяницы (*Festuca* L.) европейской части СССР. *Новости систематики высш. растений* 12: 11–43.
- БЕДНАРСЬКА І.О. 2000а. Анатомо-морфологічна диференціація деяких видів ряду *Valesiaceae* Pawlus роду *Festuca* L. на Поділлі. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*: 14–21. Ліга-Прес, Львів.
- БЕДНАРСЬКА І.О. 2000b. *Festuca macutrensis* Zapał.: нові знахідки та погляди. *Укр. ботан. журн.* 57 (5): 547–552.
- БЕДНАРСЬКА І.О. 2003. Рекомендації щодо збору видів роду *Festuca* (Poaceae) до гербарної колекції. *Вісник Луганського держ. пед. університету ім. Т.Шевченка* 11 (67): 62–64.
- БЕДНАРСЬКА І.О. 2006. Локальна диференціація видів групи *Festuca valesiaca* agg. (Poaceae) на прикладі Кам'янець-Подільського району. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*: 9–21. Ліга-Прес, Львів.
- ТВЕРЕТИНОВА В.В. 1977. Род *Festuca* L. В: Прокудин Ю.Н., Вовк А.Г., Петрова О.А. и др. *Злаки Украины*: 265–320. Наук. думка, Киев.
- BI DAULT M. 1967. Étude biosystematique de quelques formes critiques de *Festuca ovina* L. subsp. *sulcata* Hack. *Bull. Soc. Bot. France* 114 (1–2): 47–58.
- HACKEL E. 1882. *Monographia Festucarum Europaeum*. Kassel-Berlin.
- PAWLUS M. 1983 (1985). Systematyka i rozmieszczenie gatunków grupy *Festuca ovina* L. w Polsce. *Fragm. flor. et geobot.* 29 (2): 219–295.
- PILS G. 1984. Systematik, Kariologie und Verbreitung der *Festuca valesiaca*-Gruppe (Poaceae) in Österreich und Südtirol. *Phyton* 24 (1): 35–77.
- STOHR G. 1960. Gliederung der *Festuca ovina*-Gruppe in Mitteleuropa unter Einschluss einiger benachbarter Formen. *Wiss. Z. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenb.* 9: 393–414.

THE METHOD OF ANALYSIS OF THE LEAF BLADE ANATOMICAL STRUCTURE OF NARROW-LEAVES FESCUES ON EXAMPLE OF POPULATIONS OF *FESTUCA VALESIIACA* AGG. (POACEAE)

IRYNA O. BEDNARSKA

Abstract. In the taxonomy of narrow-leaves *Festuca* species, the leading diagnostic criteria are characteristic of leaf anatomy structure. In order to study their variability in difficult taxonomic groups, author method was developed. On the example of *F. valesiaca* agg., the approaches and criteria for the analysis of 13 anatomical features was described. These methods can be applied for comparative analysis of the variability of populations different species of the genus. In combination with morphometric parameters, the method provide grounds for the detection of ecological and geographical differentiation of species and the degree of overlap of diagnostic parameters in the populations of critical taxa.

Key words: *Festuca*, anatomy, leaf, methods

Institute of Ecology of the Carpathians National Academy of Ukraine, Kozelnytska Str., 4, Lviv, 79026, Ukraine; Ibednarska@mail.ru