

УДК 582.573.21:581.4

АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНІ АДАПТАЦІЇ ЛИСТКІВ *ERAGROSTIS MINOR* HOST (POACEAE) ЗА РІЗНИХ ЕКОЛОГІЧНИХ УМОВ

НАТАЛІЯ А. ПАШКЕВИЧ

Анотація. Проведено дослідження варіабельності анатомічних ознак листка *Eragrostis minor* Host у модельних ценопопуляціях, що відрізняються за ценотичною приуроченістю, екологічними характеристиками та ступенем рекреаційного впливу. Встановлено істотний кореляційний зв'язок між ознаками листка, а також проведено оцінку подібності досліджених ценопопуляцій за анатомічними ознаками.

Ключові слова: *Eragrostis minor*, Кранц-структура, листок, ценопопуляція

Інститут еволюційної екології НАН України, вул. акад. Лебедева, 37, м. Київ, 03143, Україна; pashkew@mail.ru

Вступ

Анатомічна будова листкових пластинок як систематична ознака злаків має значну цінність, і зазвичай є характерною для підродин і триб (PETERSON & GIRALDO-CANAS 2008; СЕРЕГІН 2012). Для *Eragrostis* Wolf характерний хлоридодіний (ерагростодіний) тип анатомічної будови листкових пластинок. Для цього типу (переважно тропічних підродин Eragrostideae та Panicoideae) характерне радіальне (або короновидне) розташування паренхіми навколо провідних пучків, при цьому внутрішня (склеренхімна) обкладка пучків добре розвинена (INGRAM 2010).

З радіальним розташуванням паренхіми і добре відокремленою від неї зовнішньою паренхімною обкладкою провідних пучків (Кранц-структура) пов'язано багато інших фізіологічних і біохімічних особливостей, насамперед особливий спосіб фотосинтезу – C_4 -шлях фіксації CO_2 , або кооперативний фотосинтез, оснований на кооперації клітин паренхіми і паренхімною обкладки, що виконують різні функції. Переваги Кранц-структури можна оцінити на прикладі *Eragrostis minor* Host, пік розвитку якого

припадає на саму посушливу пору року – липень-серпень, коли більшість злаків закінчує вегетацію.

E. minor – це один з найпоширеніший на території України видів роду *Eragrostis* і один з найагресивніших інвазійних видів за останні десятиліття. Це кенофіт південно-європейського походження, епекофіт, космополіт, однорічник, мезофіт, сциогеліофіт, антропохор, бур'ян. Росте на надрічкових пісках, гальці, кам'яних схилах та насипах, біля доріг, на полях, у населених пунктах, у тріщинах тротуарів, підніжжях стін, на кам'янистих і піщаних ділянках (ЛАВРЕНКО 1940; ПРОКУДИН *и др.* 1977; ПРОТОПОПОВА 1991; GALERA & SUDNIK-WÓJCIKOWSKA 2010).

Проведений еколого-ценотичний аналіз (ПАШКЕВИЧ 2012; ПАШКЕВИЧ 2013) показав, що вид має широку екологічну амплітуду і освоює антропогенно трансформовані місцевості, при цьому *E. minor* відіграє значну ценотичну роль і, як домінуючий та діагностичний вид, формує угруповання двох класів синантропної рослинності: *Plantaginea majoris* R.Tx. et Prsg. in R.Tx. 1950 та *Stellarietea media* Tx., Lohmeyer et Preising ex von Rochow 1951.

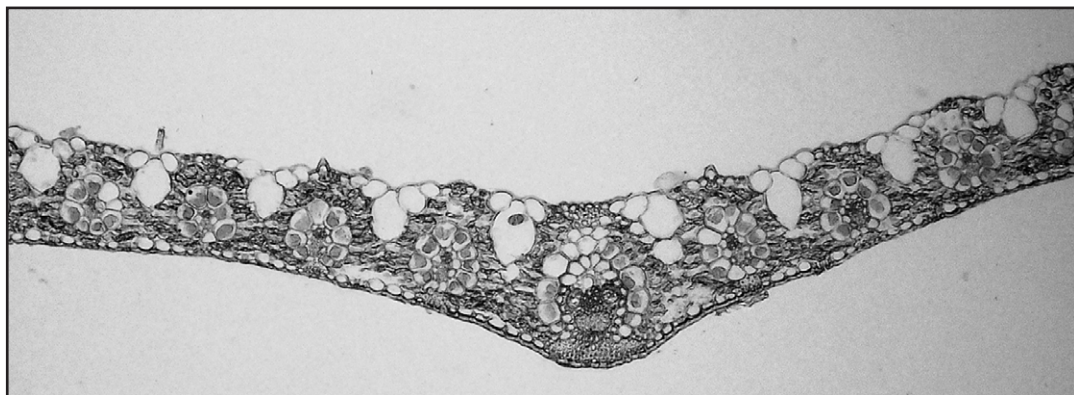


Рис. 1. Поперечний зріз листкової пластинки *Eragrostis minor*.

Fig. 1. Cross-section through the leaf blade of *Eragrostis minor*.

Для вирішення питань стійкості та адаптаційних можливостей під дією стресових факторів розробляється низка підходів до вивчення структурних та функціональних особливостей рослин, особливо синантропних таксонів, що необхідні для моделювання напрямків розвитку популяцій в умовах змін екологічних чинників навколишнього середовища (Злобин 1989; Жилияєв 2003; Бурда та Ігнатюк 2011).

Досліджені ценопопуляції (далі – ЦП) відрізняються за ценотичною приуроченістю та екологічними характеристиками. *E. minor* розвивається на місці інших угруповань, часто сформованих однорічними злаками, що не витримують впливу лімітуючих едафічних факторів, інсоляції та рекреації. Угруповання за участю *E. minor* розподіляються за градієнтом едафічних факторів, таких як вологість, трофність, вміст нітрогену у ґрунті, та приурочені до добре освітлених постдемутаційних екотопів з легкими, піщаними, щербенистими, з низьким вмістом органічних речовин ґрунтів (Пашкевич 2012, 2013).

Матеріали і методи досліджень

Модельним об'єктом слугував *E. minor*, місцезростання якого розподілені на градієнті антропогенного впливу від міських забудов до гранітних відслонень берегами

рік. Метою роботи було дослідження варіабельності анатомічних ознак листка даного виду з ценопопуляцій, розташованих у різних екологічних умовах антропогенно трансформованих біотопів, які забезпечують стійкість до екстремальних умов. Для цього було проведено дослідження ценопопуляцій за анатомо-морфологічними ознаками на градієнті едафічних екологічних факторів.

Для встановлення адаптаційного комплексу ознак було підбрано п'ять ценопопуляцій, де модельний вид є домінантом або співдомінантом, у відмінних екологічних умовах. ЦП I та III представлені асоціаціями *Digitario sanguinalis-Eragrostietum minoris* Tx. ex von Rochow 1951; ЦП II – *Portulacetum oleraceae* Felföldy 1942; ЦП IV – *Eragrostio-Amarantheum albi* Morariu 1943; ЦП V – *Eragrostio minoris-Polygonetum arenastris* Oberd. 1954 corr. Mucina 1993. ЦП I розташована у Донецькій області, м. Святогірську, сформувалася в щілинах бруківки на піщаному ґрунті. ЦП II розташована у Київській обл., Бориспільського районі, в околицях с. Старе розвинулася на піщаному березі ставка (заплави Дніпра). ЦП III (описана в місті Києві) сформувалася у прибережній зоні озера Глина. З околиць с. Олександрівка Миколаївської області, Вознесенського р-ну досліджено ЦП IV, що розвинулася вздовж ґрунтової доріжки біля гранітного кар'єру. На ґрунтовій доріжці вздовж поля з просапними

Табл. 1. Анатомо-морфологічні показники листка *Eragrostis minor* залежно від типу оселища.
 Table 1. Anatomical and morphological traits of *Eragrostis minor* leaf depending on habitat type.

Ознаки	Умовне позначення	Середні значення					Статистичні показники				
		Ценопопуляції					Загальне середнє значення	Стандартне відхилення	min	max	Cv (%)
		I	II	III	IV	V					
Товщина поперечного перерізу листка, мкм	Ll	127,5	125,0	117,2	127,5	121,9	124,8	16,6	87,5	162,5	13,3
Ширина листка, мкм	Wl	2070,7	3747,5	4847,0	4977,5	4059,4	3817,0	1230,7	1200,0	5750,0	32,2
Число провідних пучків	Nvb	16	28	35	33	32	27	8	11	40	28,8
Ширина провідного пучка, мкм	Wvb	25,1	25,5	29,1	29,1	26,1	26,8	4,4	16,3	40,6	16,2
Ширина центрального провідного пучка, мкм	Wsvb	50,2	69,2	79,8	96,1	66,0	72,1	19,8	30,0	115,0	27,4
Висота клітин обкладки, мкм	Lo	22,4	26,7	27,3	28,7	25,4	26,1	3,1	17,0	31,8	12,0
Ширина клітин обкладки, мкм	Wo	22,2	24,6	25,5	26,4	24,4	24,5	2,6	16,3	30,5	10,4
Висота клітин епідерми, мкм	Le	13,7	14,6	11,7	11,5	9,5	11,9	2,3	7,5	20,0	19,4
Ширина клітин епідерми, мкм	We	39,1	35,8	36,2	35,3	40,8	37,1	4,5	28,5	50,0	12,1
Відстань між провідними пучками, мкм	Dvb	57,0	63,8	63,3	68,4	55,5	62,2	7,2	44,4	79,5	11,5

культурами сформувалася ЦП V, досліджена у Кіровоградській області, Світловодському районі, с. Велика Андрусівка.

Збір матеріалу та його камеральна обробка проводилися за загальноприйнятими методиками на генеративній стадії рослин. З кожної ценопопуляції відбирали по 20 особин, з кожної особини робили постійні препарати анатомічних зрізів другого верхнього листка у 10-кратній повторності. Анатомічну будову листка вивчали на фіксованому в фіксаторі ФУС (формалін : оцтова : кислота : етиловий спирт = 3 : 1 : 2) матеріалі за загальноприйнятою методикою (Гранковский 1979). Статистична обробка кількісних даних проведена (Зайцев 1991) за допомогою програмного забезпечення Microsoft Excel 97-2003 та Statistica 6.1.

Результати та їх обговорення

Розташування листів *E. minor* почергове. Листок вузький, лінійний з загостреною верхівкою (Рис. 1). Довжина листової пластинки варіює від 1 см у рослин з ксерофітних умов, до 17 см – у рослин з більш мезофітних оселищ на вологих пісках. Ширина листової пластинки також варіює від 0,1 до 0,6 см відповідно, тобто листки в посушливих умовах порівняно дрібніші. Форма листової пластинки на поперечному зрізі смужковидно-ребриста, краї слабко скручуються досередини.

Рівномірна ребристість більш виражена на адаксіальному боці. Епідерма однорядна. Висота клітин епідерми від 7,5 до 20 мкм (Табл. 1). Моторні клітини (3-5) розташовані у міжпучкових перемичках адаксіальної епідерми. Велику роль у процесі адаптації злаків і виділенні типів мезофіла відіграє обкладка провідних пучків. Мезофіл ерагостоїдного типу. Палісадна паренхіма розташована радіально навколо провідних пучків і представлена одним рядом невеликих клітин. Обкладки провідних пучків складаються з Кранц-клітин і одного ряду паренхімних клітин. Висота Кранц-клітин обкладки для різних ценопопуляцій становить від 17 до 31 мкм.

Палісадні клітини перериваються склеренхімою на абаксіальному боці, іноді і на адаксіальному. Число провідних пучків на поперечному зрізі – від 11 до 40. Пучки майже рівні за розміром з обох сторін. Склеренхіма представлена тяжами з дрібних клітин, розташованих з обох сторін провідного пучка і по краях листової пластинки. Внутрішня обкладка виражена у вигляді одного ряду ізодіаметральних клітин. У міжпучкових перемичках палісадна паренхіма одного пучка стикається з палісадною паренхімою іншого пучка.

Проведений кореляційний аналіз між дослідженими анатомо-морфологічними критеріями показав наявність істотних позитивних кореляційних зв'язків для

Табл. 2. Кореляційні зв'язки анатомо-морфологічних ознак листка *Eragrostis minor* (за середніми значеннями).

Table 2. Correlation matrix for anatomical and morphological traits of the leaf of *Eragrostis minor* (by average values).

Wl	0,17								
Nvb	0,03	0,95							
Wvb	0,57	0,56	0,41						
Wcvb	0,2	0,84	0,73	0,62					
Lo	0,32	0,78	0,67	0,59	0,76				
Wo	0,3	0,64	0,57	0,46	0,61	0,78			
Le	0,28	-0,25	-0,34	0,15	-0,17	-0,07	-0,01		
We	-0,42	-0,33	-0,2	-0,5	-0,39	-0,56	-0,43	-0,3	
Dvb	0,39	0,56	0,37	0,59	0,68	0,73	0,54	0,11	-0,62
	Ll	Wl	Nvb	Wvb	Wcvb	Lo	Wo	Le	We

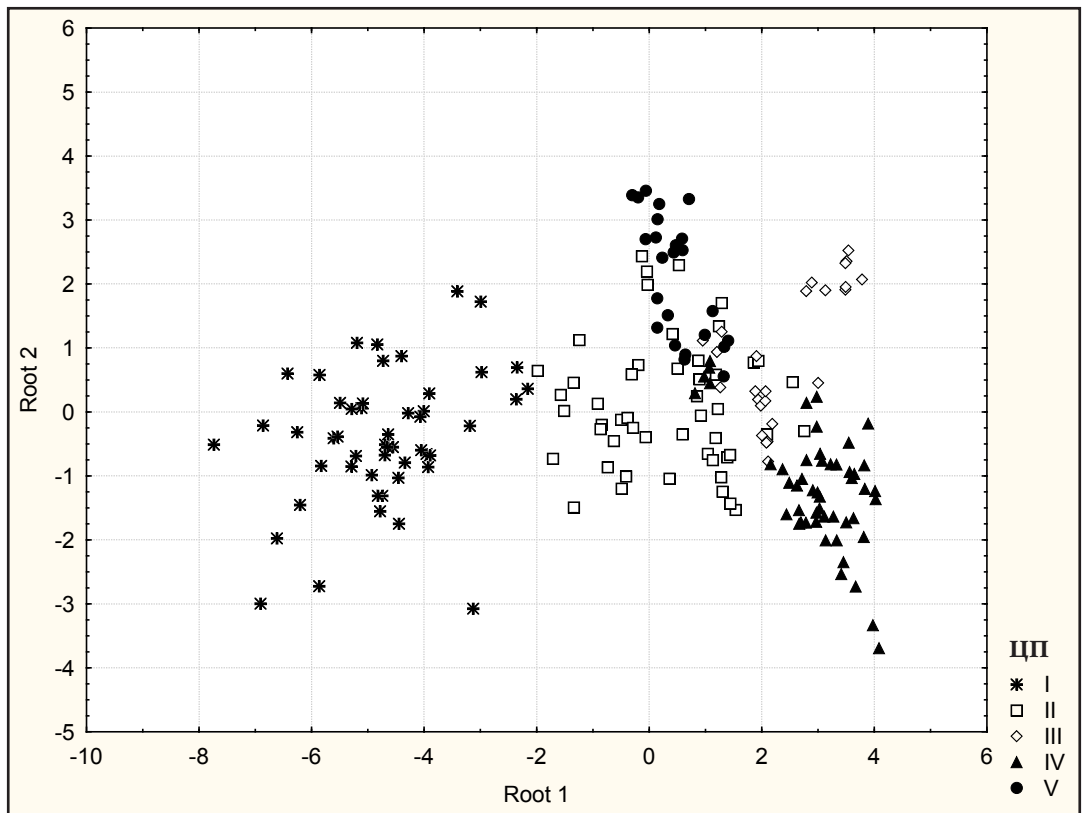


Рис. 2. Диференціація ценопопуляцій *Eragrostis minor* за анатомо-морфологічними ознаками листка.

Fig. 2. Differentiation of *Eragrostis minor* cenopopulations by anatomical and morphological traits of the leaf.

ширини листка, промірів провідних пучків та клітин обкладки (Кранц-клітин) (Табл. 2).

Для оцінки подібності досліджених ценопопуляцій за анатомо-морфологічними ознаками було застосовано дискримінантний аналіз (Рис. 2). Отриманий розподіл вказує на найбільшу відмінність ЦП I від інших за першою канонічною змінною (Root 1), найбільший вплив на яку чинять взаємопов'язані ознаки ширини листка і кількості провідних пучків, що може пояснюватись засушливими едафічними умовами при одночасно високому рівні витоптування. Значення анатомо-морфологічних ознак чотирьох інших ценопопуляцій на цій вісі сильно перекриваються. За другою змінною (Root 2), вплив на яку чинять ознаки провідних пучків, найбільш дифенційовані одна від одної

виявилися ЦП IV з гранітного кар'єру та ЦП V з поля з просапними культурами, у той час як для трьох інших Root 2 не має значного диференціального значення.

Висновки

Для оцінки адаптаційних змін *E. minor* проведено анатомо-морфологічні дослідження міналивості структури листка модельних ценопопуляцій виду, що відрізняються за ценотичною приуроченістю, екологічними характеристиками та ступенем рекреаційного впливу. Встановлено істотний кореляційний зв'язок між ознаками ширини листка, провідних пучків та клітин обкладки (Кранц-клітин). Оцінка подібності досліджених ценопопуляцій за анатомічними ознаками рослин *E. minor*, проведена на

основі дискримінантного аналізу, вказує, що у різних умовах гідрологічного режиму та за різної поживності ґрунту найбільш чутливими до змін середовища виявилися ознаки провідних пучків та ширини листкової пластинки. Основний склад і топографія тканин листка *E. minor* слабо відрізняються, незалежно від впливу едафічних факторів, а відрізняються лише метричні показники – в умовах ксерофітизації листки коротші і вужчі (в 2-5 разів), а клітини Кранц-обкладки дрібніші.

Використані джерела

- Бурда Р.І., Ігнатюк О.А. 2011.** Методика дослідження адаптивної стратегії чужорідних видів рослин в урбанізованому середовищі. НЦЕБМ НАН України, ЗАТ «Віпол», Київ.
- Зайцев Г.Н. 1991.** Математика в експериментальній ботаниці. Наука, Москва.
- Злобин Ю.А. 1989.** Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Изд-во Казан. ун-та, Казань.
- Жиляєв Г.Г. 2003.** Насіннева продуктивність як ознака життєздатності популяцій трав'яних рослин Карпат. *Укр. ботан. журн.* **60** (6): 705–712.
- Лавренко Е.М. 1940.** Родина Злаки: Флора УРСР. Т. 2. Вид-во АН УРСР, Київ.
- Пашкевич Н.А. 2012.** Екологічні особливості розподілу рудеральних угруповань однорічних злаків Києва і Київської області. *Синантропізація рослинного покриву України (тези наук. доп.):* 71–73. Київ – Переяслав-Хмельницький.
- Пашкевич Н.А. 2013.** Особливості адаптаційних змін ценопопуляцій *Eragrostis minor* Host (Poaceae) за умов рекреації різного рівня. *Роль ботанічних садів і дендропарків у збереженні і збагаченні біологічного різноманіття урбанізованих територій (матер. міжн. наук. конф.):* 125–127. «Віпол», Київ.
- Прокудин Ю.Н., Вовк А.Г., Петрова О.А. 1977.** Злаки України. Наук. Думка, Київ.
- Протопопова В.В. 1991.** Синантропная флора Украины и пути ее развития. Наук. думка, Киев.
- Серегин А. 2012.** Флористические заметки по некоторым видам *Eragrostis* (Gramineae) в России. *Бюл. Моск. об-ва испыт. пр-ды, Отд. биол.* **117** (6): 73–75.
- Транковский Д.А. 1979.** Практикум по анатомии растений. Высш. шк., Москва.
- Galera H., Sudnik-Wójcikowska B. 2010.** Central European botanic gardens as centres of dispersal of alien plants. *Acta Soc. Bot. Polon.* **79** (2): 147–156.
- Ingram A.L. 2010.** Evolution of leaf blade anatomy in *Eragrostis* (Poaceae). *Syst. Bot.* **35** (4): 755–765.
- Pashkevich N. 2013.** Ecological assessment ruderal communities annual cereals Kyiv region (Ukraine). *Fifth Inter. Symp. Ecologists of the Republic of Montenegro:* 82. Centre for Biodiversity of Montenegro, Tivat.
- Peterson P.M., Giraldo-Canas D. 2008.** *Eragrostis* (Poaceae & Chloridoideae: Eragrostideae) in Colombia. *J. Bot. Res. Inst. Texas.* **2** (2): 875–916.

ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL ADAPTATION OF THE LEAVES OF *ERAGROSTIS MINOR* HOST (POACEAE) IN DIFFERENT ECOLOGICAL CONDITIONS

NATALIYA A. PASHKEVYCH

Abstract. A study of the variability of the anatomical features of the leaf of *Eragrostis minor* Host from model cenopopulations, different by their affinity coenotic, environmental features and the degree of influence of the recreation has been carried out. The significant correlation between leaf characteristics was established, and estimated similarity of cenopopulations was analyzed on the base of leaf anatomical features.

Key words: *Eragrostis minor*, Kranz structure, leaf, coenopopulation

Institute for Evolutionary Ecology of NAS Ukraine, Acad. Lebedev str. 37, 03143 Kyiv, Ukraine; pashkew@mail.ru