

О. О. Грьдько

**ВИЗНАЧЕННЯ КСЕРОМОРФНИХ ТА МЕЗОМОРФНИХ ОЗНАК
У БУДОВІ ЛИСТКІВ ІНТРОДУКОВАНИХ ДЕКОРАТИВНИХ ЗЛАКІВ**

Донецький національний університет; 83050, м. Донецьк, вул. Щорса, 46
e-mail: grydko@mail.ru

Грьдько О. О. Визначення ксероморфних та мезоморфних ознак у будові листків інтродукованих декоративних злаків. – Проведено порівняльне кількісно-анатомічне дослідження структури листків декоративних злаків різних екологічних груп, інтродукованих у Донбасі. Встановлено, що кожна з виділених екологічних груп має достатньо специфічну анатомічну структуру та тканевий склад листка та відбиває різну ступінь спеціалізації окремих видів, особливості їх біології та походження. Тому досліджені види та сорти декоративних злаків не можуть бути охарактеризовані за єдиним критерієм ксероморфної структури.

Ключові слова: мезофіти, гігрозомофіти, гігрофіти, мезоксерофіти, ксерофіти, порівняльно-гістологічний аналіз.

Вступ

Серед великої кількості досліджень, проведених у галузі екологічної анатомії злаків, структурі листків ксерофітів присвячено багато праць [1, 2, 7-10, 13]. На сьогодні вже відомі особливості будови злаків цієї екологічної групи. До таких ознак відносять дрібноклітинність епідермісу та велику кількість продохів, обриси листкової пластинки на поперечному зрізі, кількість та форма ребер, розташування склеренхіми й провідних пучків та ступінь їх розвитку тощо.

Відомо, що при інтродукції рослин відбувається зміна умов існування, що спричиняє виникнення різноманітних пристосувань анатомічних структур, зокрема листка як найбільш пластичного органа. Інтродуценти, що відносяться до різних екологічних груп, у нових однакових умовах займають проміжне положення: до певних ознак, зумовлених генетичною природою даного виду, додаються нові, що відбивають певні умови місцезростання. Отже, це вказує на необхідність продовження та поширення еколого-анатомічних досліджень навіть такого достатньо вивченого органу, як листок, але в умовах інтродукції.

Таким чином, оскільки анатомо-морфологічні особливості інтродукованих декоративних злаків є доказом їх адаптаційних можливостей в умовах посушливого Донбасу, нами проведено дослідження пристосувальних ознак анатомічної структури листків.

Мета дослідження – на основі поглибленого вивчення особливостей анатомічної будови листків декоративних злаків різних екологічних груп, визначити ознаки, що характеризують еколого-анатомічну будову інтродуцентів та виділити різний ступінь їх спеціалізації до посушливих умов Донбасу.

Матеріал та методи дослідження

Нами проведено порівняльно-кількісний аналіз анатомічних структур листків різних за екологією та різних років інтродукції сортів декоративних злаків (Poaceae Barnh.) колекції газонних та декоративних злаків Донецького ботанічного саду НАН України [6]: лучні рихлокущові мезофіти – лисохвіст лучний 'Aureovariegatus' (*Alopecurus pratensis* (L.) 'Aureovariegatus', 2006 року інтродукції) та райграс бульбочкоподібний 'Variegata' (*Arrhenatherum elatius* subsp. *bulbosum* (Willd.) Hyl. 'Variegatum' hort., 2003), гігрозомофіти – щільнокущова молінія голуба 'Variegata' (*Molinia caerulea* (L.) Moench. 'Variegata', 2004) та кореневищна очеретянка звичайна (*Phalaroides arundinaceae* (L.) Rausch. var. *picta* (L.) Tzvel., 2003), гігрофіт – лепешняк великий 'Variegata' (*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. 'Variegata', 2004), мезоксерофіт – щільнодерновинна костриця Гаутера (*Festuca gautieri* (Hack.) K. Richt., 2001), ксерофіт – щільнокущова костриця сиза 'Elijah Blue' (*Festuca glauca* Lam. 'Elijah Blue', 2000).

Для анатомічного аналізу відбирали середні частини пластинки другого зверху листка на генеративному пагоні. Зразки відбирали з нормально розвинутих рослин, що перебували у фазі цвітіння та у фазі вегетації (*Glyceria maxima* 'Variegata'). Виготовлення тимчасових

препаратів, вимірювання окремих елементів проводили за загальновідомими методиками [5, 10]. Співвідношення тканин у пластинці листка на поперечних зрізах встановлювали ваговим способом за точними рисунками з препаратів, які були одержані за допомогою мікроскопії. Визначення кількості продихів проводили на постійних препаратах епідермісу листків шляхом підрахування їх в полі зору з наступним розрахунком на 1 мм² листка. У зв'язку зі згорнутою формою листової пластинки сортів роду *Festuca* вимірювання та визначення розмірів і густоти продихів не проводилось. Коефіцієнт ребристості, що виражає ступінь розвитку ребер та борозенок на верхньому епідермісі листка, встановлювали шляхом поділу довжини контуру верхньої поверхні на поперечному зрізі на довжину лінії, яку проводили паралельно площині листка дотично до найбільш поглиблених точок "дна" борозенок. Статистичну обробку проводили за загальноприйнятими методиками [4] з використанням програми "MS Excel". Отримані дані достовірні при $P > 0,99$.

Результати та обговорення

Отримані дані показали, що листки досліджених мезофітних декоративних злаків характеризуються одноманітною анатомічною будовою. Листкова пластинка мезофітів широка та плоска, з товщиною від $197,8 \pm 3,96$ мкм до $200,9 \pm 1,39$, ребра та борозенки на верхній поверхні розвинуті у різному ступені, коефіцієнт ребристості складає 1,2-1,4. Епідерміс як верхній, так і нижній складається з достатньо крупних клітин та займає 10,8-12,8% до площі поперечного зрізу листової пластинки. Моторні клітини мезофітів чітко диференційовані від основних епідермальних клітин, але недостатньо розвинуті та займають 3,9-5,5%. Кількість продихів на 1 мм² поверхні листка значно варіює, що ймовірно пов'язано зі сортовими особливостями досліджених декоративних злаків. Листки амфістоматичні, продихи розташовані правильними рядами уздовж жилок нижче рівня епідермальних клітин. У більшості випадків щільність розміщення продихів на верхньому епідермісі листка перебільшує у 2,0-2,3 рази порівняно з нижнім.

Арматурні тканини в листках злаків-мезофітів представлені склеренхімою, що займає невеликий об'єм (4,8-8,9% від площі поперечного зрізу, рис. 1) та має вигляд прямокутних розширених балок, що з'єднують крупні провідні пучки з нижнім та верхнім епідермісом, а також тяжів, що прилягають до епідермісу навпроти дрібних провідних пучків.

Провідна тканина в листках мезофітних декоративних злаків мало розвинута та займає майже 6% до площі поперечного зрізу листка. Для листків даної екологічної групи характерне чергування двох (трьох) дрібних пучків з одним крупним.

Мезофіл у більшості випадків дифузного типу, складається з хлоренхіми та безхлорофільної паренхіми та займає 66,8-74,5% об'єму листка.

Порівняльно-гістологічний аналіз будови листків гігромезофітів та мезофітів показав, що сорти за анатомічною структурою відрізняються, але не істотно. Листки відрізняються достатньо тонкою пластинкою від $117,4 \pm 5,38$ мкм до $134,1 \pm 11,61$. Ребра та борозенки на верхній поверхні слабо розвинуті та майже відсутні. Коефіцієнт ребристості становить 1,1. Верхній та нижній епідерміс складається з дрібних клітин, що займають 4,0-6,7% від площі поперечного зрізу. Моторні клітини розвинуті сильніше порівняно з мезофітами та складають 5,9-9,4%. Щодо щільності розміщення продихів, певної закономірності не встановлено. У *Molinia caerulea* 'Variegata' кількість продихів нижнього епідермісу на 1 мм² листка перебільшує у 1,6 разів, а у *Phalaroides arundinaceae* var. *ricca* щільність розміщення на верхньому перебільшує у 1,2 рази. На відміну від літературних даних [11, 12], нами виявлено, що за розподілом продихів листки досліджених гігромезофітів належать до амфістоматичних, що є реакцією мезофітів на аридні умови [1].

Співвідношення площі склеренхіми до площі поперечного зрізу листової пластинки дорівнює 3,5-6,3%. Провідна тканина в листках розвинута відносно слабо (5,8-7,4% до площі поперечного зрізу листової пластинки). Для листків гігромезофітів характерно чергування трьох (чотирьох) дрібних пучків з одним крупним.

Мезофіл дифузного типу, дещо щільний, складається з невеликих округлих клітин та займає значну частину об'єму листка (70,2-80,8%).

Відмінності анатомічної будови листка гігрофіту обумовлені їх екологічною приналежністю. Листкова пластинка товщиною $317,6 \pm 16,77$ мкм без трихом, вкрита товстим шаром кутикули, ребера та борозенки на верхньому та нижньому боці не виявлено. Клітини верхнього епідермісу порівняно з нижнім потовщені у 1,5 рази. До структурних особливостей листків *Glyceria maxima* 'Variegata' слід віднести форму та розміщення моторних клітин. Вони дуже крупні, мають яйцеподібну форму, розташовані на верхньому епідермісі в борозенках по обидва боки головної жилки, займають 1,6% площі поперечного зрізу. Листки амфістоматичні, продихи розміщені на рівні епідермальних клітин, їх кількість на 1 мм^2 на нижньому епідермісі зростає у 1,3 рази.

Склеренхімні тяжі прилягають до верхнього та нижнього епідермісів й ізольовані від провідних пучків. Співвідношення площі склеренхіми та провідної тканини до площі поперечного зрізу листкової пластинки дорівнює відповідно 2,3 та 5,4%. Кожен крупний пучок чергується з дрібним у чіткій послідовності. Мезофіл складається з крупних округлих клітин, займає значну частину об'єму листка (78,4%).

Листки гігрофітів відрізняються наявністю великих повітряних порожнин, розміщених у мезофілі між провідними пучками. Загальний об'єм становить 6,0% від площі поперечного зрізу листка.

Анатомічна будова ксерофітних інтродукованих декоративних злаків характеризується більшим різноманіттям внутрішньої структури. Виявлено загальні риси, які поряд зі спільними, що об'єднують види у рід *Festuca*, чітко відокремлюють їх за характером екологічної приналежності.

Ксерофітним та мезоксерофітним кострицям властиві жорсткі, вузькі (голкоподібні) постійно згорнуті поздовжньо листки. Наслідком згорнутої форми листкової пластинки є збільшення відношення поверхні листка до його об'єму та значне збільшення його нижньої (зовнішньої) поверхні порівняно з верхньою. Поверхня листків вкрита прозорим або сизим воском, що відкладається у вигляді пластинок (гладких плівок), плоско розміщених на поверхні листка, або складається переважно з паличкоподібних та ниткоподібних утворень, які зростають у напрямі від листкової поверхні та дуже сильно відбивають світло. Верхня поверхня листків складається з ребер та борозенок, їх кількість є видоспецифічною та систематичною ознаками, вкритих густими трихомами. Мезофіл складається з великих округлих клітин, до того ж на зовнішньому боці листка (під нижнім епідермісом) утворюється справжня палисадна паренхіма з 1-2 рядів видовжених хлоренхімних клітин.

Наведемо докладніше характеристику тих анатомічних відмінностей, що вказують на різний ступінь ксероморфності костриць.

Потовщення клітин нижнього епідермісу листків мезоксерофітної костриці Гаутера над верхнім становить майже у 2 рази, а по відношенню до площі поперечного зрізу верхній та нижній епідерміс займає 7,5%. Моторні клітини дрібні, слабо диференційовані від епідермальних клітин та займають малий об'єм (1,6%). Верхня поверхня листка сформована трьома ребрами, коефіцієнт ребристості – 1,3.

Арматурні тканини мезоксерофітної костриці слабо розвинуті, їх співвідношення (6,8%) зумовлене характерним розміщенням склеренхіми в листках у вигляді окремих тяжів біля нижнього епідермісу навпроти кожного провідного пучка та на кінцях листка, біля верхнього епідермісу склеренхіма відсутня. Відносна ширина склеренхімних тяжів майже однакова, на відміну від самого широкого, розміщеного навпроти головної жилки. Листки дослідженого мезоксерофіта характеризуються незначним розвитком провідної тканини, що представлена п'ятьма провідними пучками (6,1%). Мезофіл займає достатньо велику частину об'єму (78%).

Потовщення клітин нижнього епідермісу листків ксерофітної костриці сизої сорту 'Elijah Blue' порівняно з верхнім незначне (у 1,3 рази), також зменшується його загальна площа порівняно з мезоксерофітом (6,5% до площі поперечного зрізу). Моторні клітини на

верхньому епідермісі зовсім відсутні. Спостерігається зростання складчастості верхньої поверхні до 5 ребер, коефіцієнт ребристості – 1,3.

Збільшення площі склеренхімної та провідної тканин у ксерофітної костриці пов'язане за рахунок збільшення їх кількості на поперечному зрізі: склеренхіма розміщена під нижнім епідермісом у вигляді повністю рівномірного чохла дещо розширеного на краях листкової пластинки та займає 14,4% від площі поперечного зрізу листка; кількість провідних пучків збільшується до 7, що займає 6,7% від площі зрізу (рис. 1).

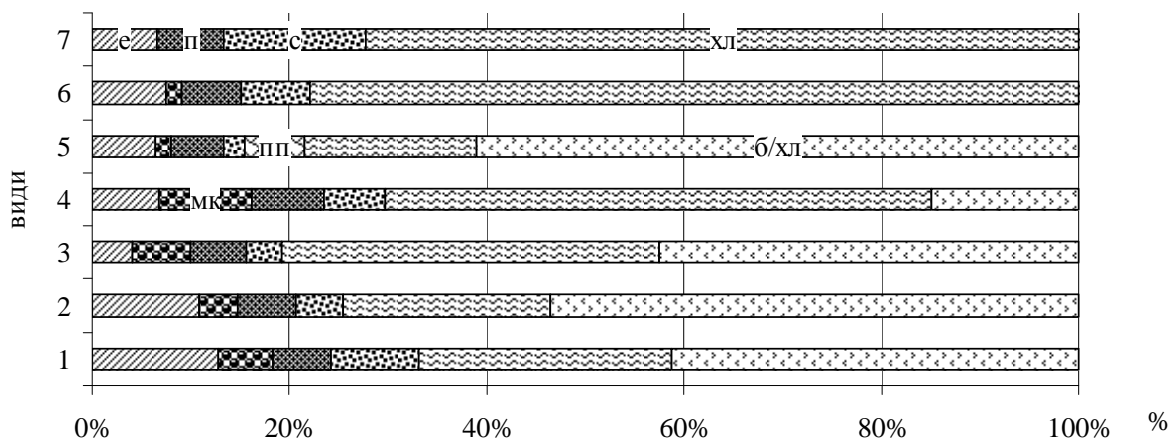


Рис. 1. Кількісне співвідношення тканин в листках декоративних злаків різних екологічних груп (у % до площі поперечного зрізу)

Примітка. 1 – *Alopecurus pratensis* (L.) 'Aureovariegatus', 2 – *Arrhenatherum elatius* subsp. *bulbosum* (Willd.) Hyl. 'Variegatum' hort., 3 – *Molinia caerulea* (L.) Moench. 'Variegata', 4 – *Phalaroides arundinaceae* (L.) Rausch. var. *picta* (L.) Tzvel., 5 – *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. 'Variegata', 6 – *Festuca gautieri* (Hack.) K. Richt., 7 – *Festuca glauca* Lam. 'Elijah Blue': е – епідерміс, мк – моторні клітини, пп – повітряні порожнини, п – провідна тканина, с – склеренхіма, хл – хлоренхіма, б/хл – безхлорофільна паренхіма.

Аналіз отриманих даних свідчить, що кожна з виділених екологічних груп має достатньо специфічну анатомічну структуру та тканевий склад листка. Проте деякі види відрізняються чітко вираженими ксероморфними ознаками, а деякі займають проміжне положення. Тому тільки сукупність морфологічних та анатомічних ознак можна розглядати в якості адаптаційної реакції на тривале існування в аридних умовах. Окремі ознаки не можливо видавати за адаптаційні пристосування, а слід враховувати існування складної системи взаємозв'язків між структурними елементами.

Однак нами наведена спроба виділити найбільш виражені ознаки ксероморфної анатомічної структури досліджених інтродукованих декоративних злаків різної екологічної приналежності в посушливих умовах Донбасу.

Нами виявлено, що для анатомічної структури листків інтродукованих злаків-мезофітів характерний значний розвиток покривних тканин, моторних клітин та паренхіми, але більш слабким, ніж у ксерофітів, розвитком склеренхіми та судинно-волокнистих пучків. Пластинки їх листків плоскі, зрідка опушені, однак мають на верхній поверхні ребра та борозенки, де містяться продихи. При цьому листок зберігає здатність згортатися в найбільш несприятливі періоди.

Наші дані вказують, що злаки-гігромезофіти за характером своєї структури мають більше мезоморфних ознак. Листки даної екологічної групи відрізняються значним розвитком паренхімних тканин та моторних клітин, але більш слабким, ніж у мезофітів, розвитком покривних та арматурних тканин.

Гігрофіт у посушливих умовах Донбасу характеризується потовщеною листковою пластинкою та товстим шаром кутикули, незначним розвитком моторних клітин та склеренхіми, а також присутністю великих повітряних порожнин.

Листки злаків мезоксерофітів та ксерофітів мають типову ксерофітну будову – вони згорнуті уздовж, відрізняються наявністю на верхній поверхні глибоких борозенок, а також досить розвинутим опушенням. Посилення жорсткості листка за рахунок збільшення площі склеренхімних елементів, потовщення оболонки епідермальних клітин, наявність воску та трихоматичних утворень на верхній поверхні листків також вважаються одними з характерних ознак рослин, що зростають у посушливих умовах. За нашими даними, група ксерофітів у цілому відрізняється від мезоксерофітів високим вмістом арматурних тканин та зменшенням розвитку моторних клітин та мезофілу. Жорсткість у листків з невеликою кількістю механічної тканини виникає внаслідок високої щільності хлоренхіми. Для злаків-ксерофітів характерне формування палисадного мезофілу. Викладені структурні особливості спрямовані на захист рослин від надмірної втрати води. Відомо [8], що ксерофітні злаки не завжди економно витрачають воду та під час надмірної кількості ґрунтової вологи спостерігається посилення транспірації. Таким чином, особливості анатомічної структури листків костриць-ксерофітів повністю відповідають їх фізіологічним особливостям.

Таким чином, у зв'язку зі дослідженими особливостями анатомічної структури листків декоративних злаків різних екологічних груп, види та сорти роду *Festuca* через сукупність наведених ознак характеризуються найбільш вираженою ксероморфною спеціалізацією.

Під час тривалої інтродукційної роботи досліджені злаки-мезофіти та гігромезофіти також виробили систему адаптаційних пристосувань до життя у посушливих умовах. На це вказує їх велика жаростійкість та посухостійкість, бо період їх найбільш активного розвитку припадає на найжаркіші місяці літнього періоду Донбасу – (червень) липень та серпень. Отже, вважаємо, що шляхи пристосування до зростання в посушливих умовах Донбасу у представників згаданих груп не могли не знайти відображення в особливостях їх анатомічної будови.

Висновки

Анатомічна структура листків декоративних злаків, інтродукованих у посушливі умови Донбасу, різноманітна та відбиває різну ступінь спеціалізації окремих видів, особливості їх біології та походження.

Мезоморфними ознаками характеризується анатомічна структура листків із розвинутими покривними тканинами, моторними клітинами та паренхімою, що займає до $\frac{3}{4}$ частини об'єму листка. Листок зі ксероморфною структурою відрізняється збільшенням об'єму листка відносно його розмірів через посилення ребристості верхньої поверхні, наявністю трихом та шаром воску, потужним розвитком склеренхіми та провідної системи за рахунок зменшення площі паренхіми.

Серед досліджених екологічних груп, за порівняльно-кількісним аналізом структури листкової пластинки встановлено, що мезофіт *Alopecurus pratensis* 'Aureovariegatus' та гігромезофіт *Phalaroides arundinaceae* var. *ricca* характеризуються найбільш вираженими ксероморфними ознаками.

Визначаючи адаптаційну реакцію декоративних злаків на існування в аридних умовах, слід враховувати складну систему взаємозв'язків між морфо-анатомічними структурними елементами та фізіологічними особливостями водного режиму, що зумовлює сухостійкість інтродуцентів.

Встановлено, що кожна з виділених екологічних груп має достатньо специфічну анатомічну структуру та тканевий склад листка, тому досліджені групи злаків не можуть бути охарактеризовані за єдиним критерієм ксероморфної структури.

Список літератури

1. *Василевская В. К.* Формирование листа засухоустойчивых растений. – Ашхабад: Изд-во АН Тадж. ССР, 1954. – 184 с.
2. *Гамалей Ю. В.* Анатомия листа у растений пустыни Гоби // Ботан. журн. – 1984. – 69, № 5. – С. 569-584.
3. *Гридько О. О.* Анатомічні особливості декоративних злаків, інтродукованих на південний схід України // Промышленная ботаника. – 2007. – Вып. 7. – С. 234-240.
4. *Зайцев Г. Н.* Математический анализ биологических данных. – М.: Наука, 1991. – 184 с.
5. *Клейн Р. М., Клейн Д. Т.* Методы исследования растений. – М.: Колос, 1974. – 528 с.
6. *Кудина Г. А., Качур Л. Ю.* Интродукция декоративных злаков и перспективы их использования в Донбассе // Промышленная ботаника. – 2005. – Вып. 5. – С.39-45.
7. *Мирославов Е. А.* Некоторые черты ксероморфного строения эпидермиса листа ряда злаков // Ботан. журн. – 1962. – 47, № 9. – С. 1339-1342.
8. *Николаевский В. Г.* Сравнительное исследование ксероморфных и мезоморфных признаков в строении листа злаков // Ботан. журн. – 1970. – 55, № 10. – С. 1442-1449.
9. *Николаєвський В. Г.* До екологічної анатомії листка видів роду костриця (*Festuca* L.) // Укр. ботан. журн. – 1970. – 27, № 5. – С. 601-607.
10. *Прозина М. Н.* Ботаническая микротехника. – М.: Высш. шк., 1960. – 206 с.
11. *Прокудин Ю. Н., Вовк А. Г., Петрова О. А.* и др. Злаки Украины. – К.: Наук. думка, 1977. – 518 с.
12. *Keith A. M., Gibson A. C. O'Leary J. W.* The adaptive significance of amphistomatic leaves // Plant, Cell and Environ. – 1982. – Vol. 5, N 6. – P. 455-460.
13. *Metcalfе C. R.* Anatomy of the Monocotyledons. I. Gramineae. – Oxford: Clarendon Press, 1960. – 731 p.
14. *Parkhurst D. F.* Stereological methods for measuring internal leaf structure variables // Amer. J. Bot. –1982. – Vol. 69, N 1. – P. 31-39.

Гридько О. А. Определение ксероморфных и мезоморфных признаков строения листьев интродуцированных декоративных злаков. – Проведено сравнительное количественно-анатомическое изучение структуры листьев декоративных злаков разных экологических групп, интродуцированных в Донбасс. Установлено, что каждая из выделенных групп обладает достаточно специфической анатомической структурой и тканевым составом листа, что отражает разную степень специализации отдельных видов, особенностей их биологии и происхождения. Поэтому исследованные виды и сорта декоративных злаков нельзя охарактеризовать общим критерием ксероморфной структуры.

Ключевые слова: мезофиты, гигромезофиты, гигрофиты, мезоксерофиты, ксерофиты, сравнительно-гистологический анализ.

Grydko O. A. Definition of xeromorphic and mesomorphic features of leaf anatomical structure of the ornamental grasses. – The comparative quantitative-anatomical study was conducted of leaf structure of the ornamental grasses of different ecological groups, introduced in Donbass. It was established that every ecological group has sufficiently specific anatomic and tissue structure that indicates different level of specialization of individual species, their biology and origin. Therefore the studied species and sorts of the ornamental grasses can't be characterized by general criterion of xeromorphic structure.

Key words: mesophytes, hygromesophytes, hygrophytes, mesoxerophytes, xerophytes, comparative-histological analysis.