

УДК 581. 524.12

Г.Г. Жилияєв

## **ВИТАЛІТЕТНА ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ ГІРСЬКИХ РОСЛИН ЗА ОЗНАКАМИ ЇХНЬОЇ АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНОЇ СТРУКТУРИ**

*Жилияев Г.Г. Виталитетная дифференциация горных растений по признакам их анатомо-морфологической структуры // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2007. – Вип. 23. – С. 25-30.*

Исследования группы травянистых многолетников в Карпатах позволили обнаружить характерные закономерности индивидуальной виталитетной дифференциации. Сделан вывод о ее объективном характере и рассмотрен кодекс универсальных анатомо-морфологических критериев, пригодных для виталитетной градации особей в составе растительных популяций. Сделано заключение, что появление некоторых признаков ксероморфности, присущих многим растениям Карпат, не находит объяснения с позиций теории физиологической сухости, а детерминируются виталитетной принадлежностью особей в составе конкретных популяций.

*Zhyliayev, G. Vitality differentiation of mountain plants according to the characters of their anatomic-morphological structure // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2007. – 23. – P. 25-30.*

Studies on the group of herbaceous perennials allowed to reveal the patterns their vitality differentiation. The conclusion about its objective character is made and the code of universal anatomic-morphological criteria, suitable for vitality gradation of individuals in the structure of plant populations is discussed. The assumption is made, that occurrence of some xeromorphic characters inherent in many Carpathian plant cannot be explained from the point of view of the theory of physiological dryness. This can be determined only by vitality status in concrete populations.

Популяція, як елементарний об'єктом еволюційного процесу, відображує тенденції загальновидових еволюційних змін. Внаслідок порівняно невеликих ареалів популяцій, мінливість популяційних ознак обмежується досить вузькими екологічними діапазонами [16]. Якщо еволюційну складову життєздатності визначають спадкові властивості генотипу, то оптимізація популяцій до дії специфічних комплексів конкретних еколого-ценотичних факторів зумовлена континуальним характером модифікацій фенотипу [2, 12]. Ці погляди ігнорують факт об'єктивної дискретизації модифікаційного діапазону відповідно до рівнів життєвості особин і віталітетної структури популяцій [1, 7, 8, 15]. Обґрунтування таких аспектів потребує детальних досліджень всього простору ознак, що притаманний особинам різної життєвості. Такі відомості є необхідними для адекватної оцінки поточного стану і прогнозу подальших життєвих перспектив популяцій. Стаття присвячена аналізу характерних анатомо-морфологічних ознак, притаманних особинам різної життєвості трав'яних багаторічників Карпат.

### **Матеріал і методика досліджень**

Дослідження виконані на біологічному стаціонарі Інституту екології Карпат НАН України. В альпійському, субальпійському і лісовому поясі Карпат проаналізовано характерні анатомо-морфологічні ознаки трав'яних багаторічників

рослин неявно-явнополіцентричних та моноцентричних типів біоморф [14]. Всі досліджені види були об'єднані в три модельні групи: групу *Homogyne alpina* (L.) Cass., групу *Soldanella hungarica* Simonk. та групу *Nardus stricta* L.

Завдяки наявності простих і надійних методик, аналіз анатомо-морфологічних ознак не становить проблем [9-11, 13]. Площу фотосинтезуючої поверхні рослин визначали планіметром, а у представників *Poaceae* та *Cyperaceae* непрямим методом. Під відповідним збільшенням на поперечних зрізах листків за допомогою окуляр-мікрометра відміряли лінійні параметри клітин покривних тканин, стовпчастої і губчастої паренхіми. За допомогою окуляр-сітки підраховували об'єми міжклітинних порожнин, товщину листків, ступінь розвитку механічної, асимілюючої і запасаючої тканини, щільність розміщення покривних волосків (трихомів) та продихів на листках. На прикладі зрілих генеративних рослин анатомо-морфологічні показники визначали диференційовано, за рівнями життєвості особин: високим – Ж-1, середнім – Ж-2 та низьким – Ж-3 [4, 6, 7].

### Результати досліджень

Дослідження виявили загальні тенденції мінливості анатомо-морфологічних ознак, якими можна ідентифікувати рівні життєвості в особин трав'яних багаторічників (табл.).

Для особин низького рівня життєвості видів модельних груп *Homogyne alpina* і *Soldanella hungarica* характерна краще розвинена палісадна тканина, ніж це буває в особин інших рівнів. Ця тканина сформована з двох-п'яти шарів відносно вузьких клітин, які щільно притулені одна до одної. Їм притаманний великий (2 і більше) коефіцієнт палісадності (рис.). Натомість губчаста паренхіма пухка, з 4-5 рядів округлих, тонкостінних клітин. Звичайно між ними є великі міжклітинні порожнини. Але в деяких видів (*Hypericum alpigenum* Kit., *Potentilla aurea* L., *Lilium martagon* L. та ін.) губчаста паренхіма щільніша, без великих міжклітинних порожнин. Як правило, останні формуються нижче губчастої паренхіми, безпосередньо перед шаром клітин нижнього епідермісу [5].

Співвідношення між товщиною палісадної тканини і губчастої паренхіми в особин низької життєвості знаходиться в межах 0,7-0,8. Клітини верхнього і нижнього епідермісу дрібніші, з більш звивистими стінками, ніж в особин інших рівнів життєвості. Внаслідок цих особливостей анатомічної структури листкової пластинки товстіші і жорсткіші в особин низької життєвості. Для них характерні високі показники відносної чисельності продихів і рівня опушення. Але середня довжина листкових черешків, площа листкових пластинок і кількість листків в цих рослин в 1,9-3, 1,5-4, 1,5-3 рази відповідно нижчі, ніж в особин високої або середньої життєвості. Загалом, анатомо-морфологічні ознаки особин низької життєвості мають більше формальних ознак ксероморфності, ніж особини інших рівнів.

Палісадна тканина особин середньої життєвості складається з двох-чотирьох рядів відносно широких клітин з коефіцієнтами палісадності 1,3-2. Губчасту паренхіму складають 5-7 шарів округлих клітин, між якими розташовані численні міжклітинні порожнини. Така будова типова для особин середньої життєвості в *Homogyne alpina*, *Senecio nemorensis* L., *Soldanella hungarica*, *Pedicularis verticillata* L., *Petasites albus* (L.) Gaertn., *P. hybridus* (L.) Gaertn., *Mey. et Schreb.*, *P. kablikianus*



*Tausch ex Bercht.* та ін. Хоча порівняно з особинами низької життєвості загальна товщина листкових пластинок в особин середньої життєвості на 10-25% менша внаслідок майже пропорційного зменшення товщини губчастої паренхіми і палисадної тканини, співвідношення між ними змінюється мало – на  $\pm 0,2$  одиниці. Разом з тим, спостерігається закономірне збільшення середньої довжини черешків, лінійних розмірів і площі листків, а також загальної фотосинтезуючої поверхні особин середньої життєвості.

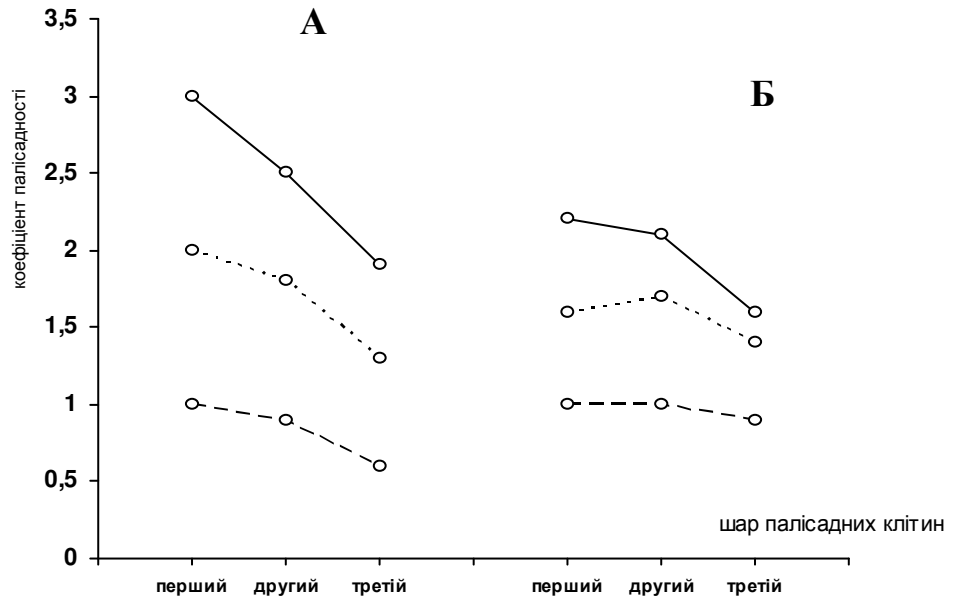


Рис. Закономірності зміни коефіцієнту палисадності клітин стовпчастої паренхіми в особин різної життєвості *Soldanella hungarica* (А) і *Homogyne alpina* (Б).

Рівні життєвості: —○— — Ж-1, - -○- - Ж-2, —○— — Ж-3

За своїми анатомо-морфологічними ознаками особини високої життєвості більш мезоморфні, ніж особини низької або середньої життєвості. Палисадну тканину утворюють два-три шари трохи видовжених або ізомерних клітин з коефіцієнтом палисадності близько одиниці. Зовні вони дуже подібні до клітин губчастої паренхіми. Загалом, мезофіл пухкий, з великими міжклітинними порожнинами, а губчаста паренхіма в особин високого рівня життєвості менш потужна, ніж в особин середньої, а тим більше низької життєвості. Проте ці зміни практично не відбиваються на співвідношенні між товщиною стовпчастої і губчастої паренхіми.

Характерні розбіжності в товщині листкових пластинок, що притаманні особинам різної життєвості, значною мірою є наслідком трансформацій мезофілу, в той час як ознаки покривних тканин залишаються майже сталими. В цілому, особинам високої життєвості притаманні більші розміри листкових пластинок, листкових черешків, загальної асиміляційної поверхні, але менша опушення листків волосками, ніж в особин середньої або низької життєвості.

Незважаючи на об'єктивний характер віталітетної диференціації трав'яних багаторічників, ознаковий простір і кількісні показники життєвості досить видоспецифічні, і при проведенні конкретних досліджень потребують корегування. Тому, наведені вище анатомо-морфологічні критерії віталітетної диференціації особин не є універсальними. Йдеться лише про найзагальніші тенденції в зміні ознак, притаманні вивченим нами в Карпатах трав'яним багаторічникам. Тому ми свідомо не обговорюємо їх варіаційні і часткові габітуальні ознаки.

Ці тенденції виявилися дещо інакшими в деяких представників *Poaceae* та *Cyperaceae* з модельної групи *Nardus stricta*. За анатомо-морфологічними критеріями в них можна чітко диференціювати лише два рівня життєвості особин:

– **в особин високої життєвості** мезофіл складається з тонкостінних ізодіаметричних клітин, які щільно притулені одна до одної. З нижньої сторони листових пластинок під шаром епідермісу знаходяться два шари стовбчастих клітин. Клітини мезофілу невеликі за розмірами, з трохи потовщеними стінками і щільно заповнені хлоропластами. В деяких представників *Cyperaceae* в мезофілі містяться великі повітряні порожнини, а в представників роду *Festuca* спостерігається помітне потовщення верхніх стінок клітин нижнього епідермісу і кутикулізація його зовнішньої поверхні. Натомість товщина стінок верхнього епідермісу в особин високої і низької життєвості практично не змінюється.

Під продихами в особин високої життєвості звичайно розташовані великі повітряні порожнини. Із зовнішньої сторони листові пластинки рясно вкриті волосками. Механічна тканина у вигляді тонких тяжів формується знизу від провідних пучків, безпосередньо під епідермісом. Провідні пучки закриті товстою, здерев'янілою ендодермою;

– в порівнянні з особинами високої життєвості в рослин модельної групи *Nardus stricta* **особинам низької життєвості** властиві чіткіші ознаки мезоморфності. Мезофіл утворений відносно великими тонкостінними клітинами, які частково заповнені хлоропластами. Оскільки ці клітини не так щільно прилягають одна до одної, як це спостерігається в особин високої життєвості, в мезофілі виникають численні міжклітинні порожнини неправильної форми. В порівнянні з особинами високої життєвості ступінь здерев'яніння ендодерми і потужність механічних тканин в особин низької життєвості нижча. Відповідним чином це позначається на зовнішньому вигляді таких рослин. Їх листя, яке не має добре розвинутої арматури з механічних тканин, часто схиляється до ґрунту, а самі рослини стають низькорослими. Натомість клітини епідермісу змінюються незначно і залишаються тонкостінними або трохи потовщеними до нижнього боку листків. За рівнем опушення та відносною чисельністю продихів на листках такі особини в 2-3 рази поступаються особинам високої життєвості. Приміром, якщо в особин високого рівня життєвості *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. на верхньому боці листків в полі окуляр-сітки можна нарахувати в середньому близько 23-х, а на нижній стороні – близько 3-х продихів, то в особин низької життєвості лише 7 і 2 відповідно. Одночасно кількість і розміри повітряних порожнин в мезофілі листків особин низької життєвості майже на 40% вищі, ніж це було в особин високої життєвості.

Таким чином, стосовно до Карпат точка зору про переважання ксероморфних ознак (низькорослість, дрібнолисточковість) у представників гірської флори, яка ґрунтується на теорії фізіологічної сухості А. Шимпера [17], не є незаперечною. В багатьох випадках формальні ознаки ксеро- або мезоморфності можуть бути наслідком лише статистичних ефектів, викликаних зміною в популяціях

співвідношення між особинами різної життєвості (віталітетного складу популяцій). Ці ефекти мають зворотний характер, а їхні вияви є менш чіткими, ніж у випадках класичної ксеро- або мезоморфності рослин.

### Висновки

Проведені дослідження засвідчують про специфічність діапазонів і характеру анатомо-морфологічної мінливості у особин різної життєвості. Конкретні параметри їхньої віталітетної диференціації, які наведені у статті, слід включити до кодексу "ключових" ознак і використовувати при проведенні віталітетного аналізу рослинних популяцій.

1. Гатцук Л.Е., Ермакова И.М. Общие представления о жизненном состоянии особей и ценопопуляций // Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. – М.: МГПИ, 1987. – С. 3-7.
2. Глуздакова С.И. Эколого-биологические особенности высокогорных растений Саян // Науч. тр. Новосибир. ГПДИ. – 1971. – Вып. 32. – С. 35-75.
3. Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Бот. журн. – 1989. – Т. 74, № 6. – С. 769-784.
4. Злобин Ю.А. Основы экологии. – К.: Лібра, 1998. – 248 с.
5. Жилиев Г.Г. Анатомо-морфологическая структура листьев подбельника альпийского и сольданеллы венгерской в первичных и вторичных биогеоценозах Карпат и при интродукции // «Биогеоценология, антропогенные изменения растительного покрова и их прогнозирование». Мат-лы докл. II респ. совещ. Днепропетровск, окт. 1978 г.). – К.: Наук. думка, 1978. – С. 37-38.
6. Жилиев Г.Г. Жизнеспособность популяций растений. – Львов, 2005. – 304 с.
7. Жилиев Г.Г. Идентификация равнв життєвості в онтоморфогенезі трав'яних багаторічників // Укр. ботан. журн. – 2005. – Т. 62, № 5. – С. 687-698.
8. Жилиев Г.Г. Алокація біомаси як критерій життєвості особин в популяціях трав'яних багаторічників Карпат // Укр. ботан. журн. – 2006. – Т. 63, № 1. – С. 15-22.
9. Клейн Р.М., Клейн Д.Т. Методы исследования растений. – М.: Колос, 1974. – 527 с.
10. Мокеева Е.А. К методике изучения анатомии листа // Изв. АН УзССР. – 1948. – № 1. – С. 137-162
11. Николаевский В.Г. Методика определения количества устьиц на листьях злаков // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1971. – №7. – С. 123-127.
12. Пленник Р.Я. Анатомическое строение стебля и листа (*Astragalus L.*) Юго-Восточного Алтая в связи с их эволюцией // Эколого-морфологические и биохимические особенности полезных растений дикорастущей флоры Сибири. – Новосибирск: Наука, – 1970. – С. 14-29.
13. Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. – М.: Высш. школа, 1960. – 206 с.
14. Смирнова О.В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – С. 72-80.
15. Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биологии. – 1960. – Т. 64, вып.3. – С. 77-92.
16. Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. – Новосибирск: Наука, 1968. – 224 с.
17. Schimper A.F.W. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. – Jena, 1898. – 133 s.

Інститут екології Карпат НАН України, Львів,  
e-mail: ggz@mail.lviv.ua