

УДК +581.8+58.01/.07

Д.Д. Футорный, В.А. Баданина

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ АНАТОМИЧЕСКИХ
ПРИЗНАКОВ У РАСТЕНИЙ *SYRENIA
DOLICHOSTYLOS* KLOKOV
В ПРОЦЕССЕ ОНТОМОРФОГЕНЕЗА**

Ключевые слова: климатические изменения, антропогенное воздействие, адаптация, онтогенез, дисперсионный анализ.

Введение

Территории с аридным и семиаридным климатом занимают большие, около трети земной поверхности, площади [1, 2]. В настоящее время происходит их дальнейшее расширение, связанное с деятельностью человека, а также с глобальными климатическими изменениями [3–6]. В связи с этим важным аспектом является изучение биологии растений засушливых территорий и особенно механизмов их адаптации к аридности климата или измененной антропогенным воздействием среде обитания, основываясь на познании структуры и функций и их изменений под действием факторов. Растения, растущие на песках, в связи со своеобразием условий роста, отличаются повышенной чувствительностью к изменению экологических факторов окружающей среды, в том числе и к изменениям климата, и высокой уязвимостью к влиянию антропогенных факторов. Для характеристики приспособленности организмов к условиям произрастания необходимо выявить специфику их адаптации по этапам онтогенеза. А.Н. Северцов впервые отметил, что подтверждено многими авторами, — каждая фаза онтогенеза приспособлена к специфическим условиям среды, а этапы онтогенеза отличаются не только своей организацией, но и экологией. Он считал, что онтогенез делится на этапы развития, каждый проходит в определенных (только для него) условиях [7]. Э. Майр в работе «Зоологический вид и эволюция» также отметил, что каждому этапу онтогенеза свойственны свои ключевые структурные и функциональные признаки, отвечающие за адаптацию организмов на определенном этапе развития [8].

Соответствующие сравнительно-анатомические исследования были выполнены для многих видов растений, особенно древесных [9]. Установлено, что различия между ювенильными, молодыми и взрослыми растениями четко отображаются в анатомическом строении листьев.

Цель настоящей публикации — исследовать направления адаптации анатомической структуры листьев растений разных возрастных состояний *Syrenia dolichostylos* Klokov, далее — *S. dolichostylos* (южнопопонтического степного эндемика). Для достижения цели поставлены следующие задачи:

© Д.Д. ФУТОРНЫЙ, В.А. БАДАНИНА, 2019
*Международный научно-технический журнал
«Проблемы управления и информатики», 2019, № 3*

- исследование анатомического строения листьев растений *S. dolichostylos* разных возрастных фаз;
- изучение количественных анатомических признаков растений *S. dolichostylos* методом однофакторного дисперсионного анализа;
- определение корреляционных связей между количественными анатомическими признаками;
- определение группы признаков, которые в силу генетических, физиологических и биохимических причин обнаруживают взаимосвязанное проявление в онтогенезе.

Исследование анатомического строения листьев растений разных возрастных фаз

Растительный материал фиксировали в смеси формалин–уксусная кислота–этанол. Микропрепараты изготавливали по общепринятым методикам [10] и исследовали с помощью микроскопа МБИ–15. Эпидермальную ткань изучали дополнительно, рассматривая ее с поверхности листа, для этого готовили парадермальные препараты (среднюю треть листа исследуемых видов выдерживали в мацерующем растворе). Описание анатомических признаков осуществляли по методике [11, 12].

Измерения проводили с помощью программы Axiovision 4.8. Для расчета статистических показателей признаков объем выборок составлял 50 измерений для каждого. При подсчете количества клеток на единицу площади объем выборок составлял десять измерений. Все количественно-анатомические показатели обрабатывались методами вариационной статистики по программе «Statistica 8.0».

Семядоли *S. dolichostylos* имеют среднюю толщину (> 200 мкм), клетки эпидермиса среднего размера, умеренно слоистый дорзовентральный мезофилл. Перечисленные признаки характерны для мезофитов. Кроме этого, для семядолей характерны выразительные ксероморфные признаки: опушение из простых волосков, толстые внешние стенки клеток эпидермиса (> 3 мкм), длинные палисадные клетки (коэффициент вытянутости равен 2,59), высокий коэффициент палисадности (54,3 %). Таким образом, в анатомическом строении семядолей *S. dolichostylos* сочетаются признаки мезоморфности и ксероморфности, поэтому их структуру можно определить как ксероморфно-мезоморфную.

Листья ювенильных растений характеризуются тонкой пластинкой (< 200 мкм), рассеянным опушением, состоящим из трех–четырёх отдельных волосков, мелкоклеточным верхним (> 1600 клеток на единицу площади) и средnekлеточным нижним эпидермисом, широкими палисадными клетками (< 2,49), присущими мезофитам. Такие признаки, как V-образная форма поперечного среза листовой пластинки, с завернутыми вверх краями и хорошо развитым опушением, наличие бесхлорофилльной паренхимы вокруг центрального проводящего пучка, изолатеральный тип мезофилла со средним коэффициентом палисадности, свойственны преимущественно ксерофитам. Таким образом, в ювенильных растениях *S. Dolichostylos*, как и в семядолях, наблюдается сочетание мезоморфных и ксероморфных признаков. Заслуживает внимания тот факт, что ювенильные растения по сравнению с проростками характеризуются совершенно другим «набором» ксероморфных и мезоморфных признаков, а значит, другими адаптивными комплексами анатомических признаков (рис. 1).

На рисунке приведены количественные анатомические признаки листьев растений *S. dolichostylos* разных возрастных фаз, где А — семядоли, В — ювенильные,

С — имматурные, D — генеративные растения; 1 — толщина верхнего эпидермиса; 2 — толщина внешних стенок клеток верхнего эпидермиса; 3 — толщина нижнего эпидермиса; 4 — толщина внешних стенок клеток нижнего эпидермиса; 5 — толщина палисадной ткани; 6 — толщина губчатой ткани.

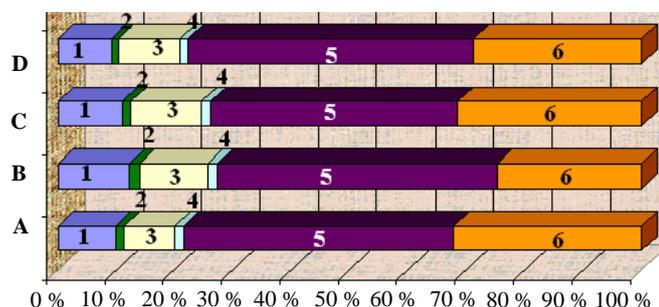


Рис. 1

Анатомическая структура имматурных листьев исследованных растений несколько отличается от анатомического строения семядолей и ювенильных листьев. Имматурные листья опушены только двураздельными волосками, имеют толстую листовую пластинку (> 250 мкм), изолатеральный многослойный мезофилл с симметрично расположенными слоями клеток палисадной ткани, крупноклеточный эпидермис с хорошо развитой кутикулой и толстыми наружными стенками клеток (> 3 мкм), широкие клетки палисадной ткани ($< 2,49$), основную паренхиму, расположенную только вокруг центрального проводящего пучка, и слабо развитую колленхиму. Для имматурных листьев *S. dolichostylos*, как и для ювенильных, характерно сочетание ксероморфных и мезоморфных признаков.

В анатомическом строении листьев генеративных растений *S. dolichostylos* имеются выразительные черты ксероморфности (очень высокий коэффициент палисадности, V-образная форма листа на поперечном срезе, рассеянное опушение, толстостенность эпидермальных клеток, симметричное расположение клеточных слоев палисадной паренхимы), хотя наблюдаются и некоторые мезоморфные признаки (крупноклеточность эпидермиса, рыхлое размещение клеток мезофилла и т.д.).

Итак, у исследуемого вида *S. dolichostylos* при переходе растений от одной фазы развития к другой в анатомической структуре листьев происходят заметные изменения. В ювенильной фазе по сравнению с фазой проростков, уменьшается толщина листа палисадной паренхимы, вытянутость клеток последней, т.е. они становятся шире, утоньшаются внешние клеточные стенки обоих слоев эпидермиса, а их размер увеличивается. Для листьев имматурных растений характерно увеличение размера клеток различных тканей. В листьях генеративных растений по сравнению с имматурными увеличиваются толщина листовой пластинки и палисадная ткань, ширина клеток абаксиального и адаксиального эпидермиса, вытянутость клеток палисадной ткани. Толщина абаксиального и адаксиального эпидермиса, а также толщина внешних стенок их клеток, наоборот, значительно уменьшаются.

Таким образом, в анатомическом строении листьев растений разных возрастных состояний *S. dolichostylos* наблюдается сочетание признаков мезофитов и ксерофитов, но наиболее мезоморфную структуру имеют листья ювенильных растений.

Однофакторный дисперсионный анализ количественных анатомических признаков

Результаты однофакторного дисперсионного анализа количественных анатомических признаков *S. dolichostylos* представлены в таблице, где 1 — толщина листа; 2 — толщина палисадной ткани; 3 — высота клеток палисадной ткани; 4 — ширина клеток палисадной ткани; 5 — количество клеток палисадной ткани; 6 — высота клеток верхнего эпидермиса; 7 — толщина внешних стенок клеток верхнего эпидермиса; 8 — ширина клеток верхнего эпидермиса; 9 — длина устьиц верхнего эпидермиса; 10 — ширина устьиц верхнего эпидермиса; 11 — количество устьиц верхнего эпидермиса; 12 — высота клеток нижнего эпидермиса; 13 — толщина внешних стенок клеток нижнего эпидермиса; 14 — ширина клеток нижнего эпидермиса; 15 — количество клеток нижнего эпидермиса; 16 — количество устьиц нижнего эпидермиса; 17 — длина устьиц нижнего эпидермиса; 18 — ширина устьиц нижнего эпидермиса; 19 — количество клеток верхнего эпидермиса.

Согласно табл. 1 условия произрастания растений достоверно влияют на признаки 3, 7, 8, 11 и 13, 16, 18, т.е. названные признаки относятся к числу варьирующих. На все другие исследуемые признаки достоверное влияние фактора не подтверждено.

Таблица

Признаки	Степень свободы	Средние квадраты	Степень свободы	Средние квадраты	Критерий Фишера, <i>F</i>	Доверительный уровень, <i>P</i>
	Действующего фактора		Для ошибки			
1	1	5667,814	18	2903,904	1,951791	0,165549
2	1	7110,321	18	2291,226	3,103282	0,081253
3	1	596,5562	98	47,79169	12,48243	0,000628
4	1	0,214165	98	13,93775	0,015366	0,901602
5	1	5652949,	18	1853591,	3,049727	0,083884
6	1	84,71693	98	40,59665	2,086796	0,151767
7	1	97,46902	98	1,421006	68,59157	0,000000
8	1	3488,608	98	90,13856	38,70273	0,000000
9	1	5,041552	98	5,762619	0,874872	0,351909
10	1	0,066100	98	4,141243	0,015961	0,899723
11	1	2558,835	19	363,5073	7,039295	0,015694
19	1	492955,7	18	211170,9	2,334392	0,129766
12	1	104,3552	98	55,94343	1,865370	0,175133
13	1	352,2491	98	5,979416	58,91028	0,000000
14	1	275,2785	98	177,8559	1,547762	0,216434
17	1	19,70703	98	7,876081	2,502136	0,116914
18	1	69,96185	98	9,267703	7,548995	0,007147
16	1	994,7336	19	109,0174	9,124540	0,007032
15	1	6931,481	18	156940,7	0,044166	0,835905

Корреляционный анализ количественных анатомических признаков

Анализ корреляционной матрицы анатомических признаков семядольных листьев растений *S. dolichostylos* (матрица 1) показал, что в листьях семядолей (при доверительном уровне $p = 0,05$ и $n = 50$, достоверны коэффициенты $|r| > 0,28$) наибольшие коэффициенты корреляции наблюдаются между количеством клеток нижнего эпидермиса и высотой клеток верхнего эпидермиса ($r = -0,53$), а также между толщиной внешних стенок клеток нижнего и верхнего эпидермиса ($r = 0,52$). Кроме того, корреляция среднего уровня обнаружена между толщиной листа и толщиной палисадной паренхимы.

	1	2	3	4	5	6	7	8	19	12	13	14	15
1	1,00												
2	,38	1,00											
3	,15	,06	1,00										
4	-,08	,04	,20	1,00									
5	-,22	-,41	,17	,03	1,00								
6	,01	,06	,26	,05	,11	1,00							
7	-,02	,16	,10	,16	-,07	,07	1,00						
8	,07	-,16	,15	,11	,28	,12	,14	1,00					
19	-,11	,15	,02	,16	,13	-,06	,09	,01	1,00				
12	-,11	-,03	-,17	-,03	-,22	,05	,14	-,20	,00	1,00			
13	-,15	,03	-,11	,09	-,01	,03	,52	,01	,08	,26	1,00		
14	,22	-,06	-,12	-,16	-,12	-,03	-,11	-,16	-,12	,09	-,15	1,00	
15	,09	,23	-,02	,11	-,53	-,06	,01	-,02	,33	,27	-,04	,04	1,00

Корреляционный анализ анатомических признаков ювенильных листьев (матрица 2) показал, что при доверительном уровне $p = 0,05$ и $n = 50$ достоверны $|r| > 0,31$, наибольший коэффициент корреляции характерен для толщины листовой пластинки и количества клеток нижнего эпидермиса ($r = 0,71$), толщины палисадной паренхимы ($r = 0,41$). Также существенные корреляции установлены для высоты клеток нижнего эпидермиса и толщины их внешних стенок ($r = 0,34$) и высоты клеток палисадной паренхимы ($r = 0,36$), а также для ширины клеток верхнего эпидермиса, их высоты ($r = 0,31$), толщины их внешней стенки ($r = -0,32$).

	1	2	3	4	5	6	7	8	19	12	13	14	15
1	1,00												
2	-,41	1,00											
3	-,01	-,06	1,00										
4	-,10	-,24	,18	1,00									
5	,18	-,20	-,05	,14	1,00								
6	,09	,13	-,08	,16	-,13	1,00							
7	-,07	-,05	,24	-,14	-,21	-,14	1,00						
8	,00	-,06	,00	,12	-,05	,31	-,32	1,00					
19	,09	,32	-,06	-,21	,04	-,09	,10	-,18	1,00				
12	-,08	-,11	,36	,04	-,10	,00	,16	,09	-,08	1,00			
13	,06	-,02	,07	-,17	-,04	,13	,04	,16	,05	,34	1,00		
14	,11	-,01	-,06	-,06	,19	,03	-,10	,03	-,13	,07	,07	1,00	
15	,71	,12	-,06	-,07	,06	-,02	-,07	,06	-,00	-,03	-,00	,24	1,00

Из корреляционной матрицы анатомических признаков иматурных растений изучаемого вида (матрица 3) следует, что наибольшая корреляция наблюдается между количеством клеток нижнего эпидермиса и количеством клеток палисадной паренхимы ($r = 0,82$), также значительны корреляции между высотой клеток нижнего эпидермиса и их внешними стенками ($r = 0,71$), между аналогичными признаками верхнего эпидермиса ($r = 0,67$).

Корреляционный анализ анатомических признаков листьев генеративных растений (матрица 4) показал, что для выборки ($n = 100$) при $p < 0,05$ достоверны коэффициенты $|r| = 0,20$, составляющие 26 % матрицы. Наряду с закономерными

корреляциями (высота–ширина клеток, длина–ширина устьиц) наблюдаются весьма интересные связи между признаками клеток верхнего и нижнего эпидермиса и другими признаками. По результатам корреляционного анализа толщина листа у растений данного вида значительно связана с толщиной палисадной ткани, количеством ее клеток и клеток адаксиального и абаксиального эпидермиса. Из представленной корреляционной матрицы видно, что корреляция на высоком уровне имеется между толщиной листа, толщиной палисадной паренхимы ($r = 0,64$), количеством клеток палисадной ткани ($r = 0,65$), и верхнего эпидермиса ($r = 0,63$) и количеством устьиц нижнего эпидермиса ($r = 0,68$). Следует отметить, что корреляция между толщиной листа и количеством устьиц верхнего эпидермиса невысокая, но статистически достоверна ($r = 0,36$). Между названными показателями и признаками палисадной ткани также наблюдается прочная связь. Так, толщина палисадной паренхимы корреляционно весьма связана с количеством клеток, составляющих ее ($r = 0,81$), количеством клеток верхнего эпидермиса ($r = 0,72$), количеством устьиц нижнего ($r = 0,88$) и верхнего ($r = 0,64$) эпидермиса. Интересно, что количество клеток палисадной паренхимы достоверно связано с другими количественными признаками (количество клеток ($r = 0,77$) и устьиц ($r = 0,63$) верхнего эпидермиса и количество клеток ($r = 0,26$) и устьиц ($r = 0,85$) нижнего эпидермиса). Итак, толщина листа, как и толщина палисадной паренхимы, и количество ее клеток данного вида имеют высокую корреляционную связь с количественными признаками обоих эпидермисов.

	1	2	3	4	5	6	7	8	19	12	13	14	15
1	<u>1,00</u>												
2	-,15	<u>1,00</u>											
3	-,01	-,04	<u>1,00</u>										
4	,23	-,14	,16	<u>1,00</u>									
5	-,48	,04	,26	-,18	<u>1,00</u>								
6	-,09	-,00	-,01	,05	,34	<u>1,00</u>							
7	-,06	-,00	-,00	,04	,25	,67	<u>1,00</u>						
8	,09	,20	-,08	,04	-,21	,13	,26	<u>1,00</u>					
19	-,11	-,01	,14	,06	-,03	,13	,08	,11	<u>1,00</u>				
12	-,06	,10	,34	,00	,16	,36	,21	,32	,06	<u>1,00</u>			
13	-,09	,08	,42	,05	-,00	,20	,24	,33	-,02	,71	<u>1,00</u>		
14	-,27	-,13	,15	,32	,10	,07	,00	,06	,06	,07	,17	<u>1,00</u>	
15	-,53	-,31	,25	-,14	,82	,28	,23	-,23	,23	,10	-,05	,17	<u>1,00</u>

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	19	12	13	14	17	18	16	15
1	<u>1,00</u>																		
2	,64	<u>1,00</u>																	
3	-,14	,32	<u>1,00</u>																
4	,18	,41	-,14	<u>1,00</u>															
5	,65	,81	-,04	-,29	<u>1,00</u>														
6	,04	,61	,16	,58	-,34	<u>1,00</u>													
7	-,07	,23	,31	-,39	,47	,11	<u>1,00</u>												
8	-,21	-,19	-,18	,23	-,31	-,30	-,24	<u>1,00</u>											
9	,38	,03	-,55	,87	-,27	,36	-,50	,22	<u>1,00</u>										
10	-,47	,06	,24	-,37	,60	-,61	,20	,31	-,53	<u>1,00</u>									
11	,36	,72	,07	,50	,63	-,08	-,59	,51	,49	-,20	<u>1,00</u>								
19	,63	,51	,19	,77	,26	-,23	,34	,16	-,16	,61	,64	<u>1,00</u>							
12	-,42	-,08	,13	,20	,21	-,11	,01	,60	,03	,54	,34	,19	<u>1,00</u>						
13	,38	-,20	-,15	-,39	,69	-,15	,32	-,46	-,23	,16	-,60	-,19	-,03	<u>1,00</u>					
14	,35	-,01	-,14	,00	-,19	-,22	,26	,36	,11	-,10	,07	,34	-,33	-,33	<u>1,00</u>				
17	-,24	,26	-,10	,42	,17	,41	-,14	,05	,28	,08	,01	-,01	,62	,21	-,68	<u>1,00</u>			
18	,08	,05	-,02	,55	,07	,32	,03	,46	,43	,05	,31	-,06	,78	,12	-,20	,69	<u>1,00</u>		
16	-,10	,19	,01	-,41	,85	-,34	,00	,01	-,45	,58	-,59	,13	-,06	,40	-,08	-,08	-,22	<u>1,00</u>	
15	-,32	-,29	,13	-,44	,76	-,49	,46	,03	-,44	,70	-,21	,25	,49	,41	-,18	-,00	,14	,88	<u>1,00</u>

На основе корреляционной матрицы нами построены корреляционные плеяды анатомических признаков по методу «максимального корреляционного пути» (рис. 2).

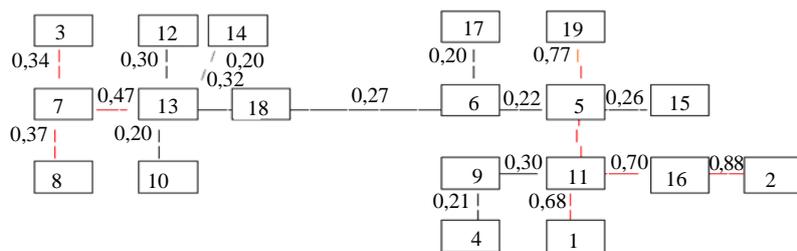


Рис. 2

На рис. 2 представлена корреляционная плеяда анатомических признаков *S. dolichostylos*, где условные обозначения 1–19 такие же, как в табл. 1. Все признаки распределились на две плеяды. В первой «признаком-индикатором» является количество устьиц верхнего эпидермиса (11), которое имеет прочные корреляционные связи с другими признаками группы.

Как видно из рис. 2, данный признак тесно связан с тремя другими признаками. Наибольшая корреляция наблюдалась между количеством устьиц нижнего эпидермиса (16) и толщиной палисадной ткани (2). В одну плеяду объединились количество клеток верхнего (19) и нижнего (15) эпидермиса, палисадной паренхимы (5), количество устьиц верхнего (11) и нижнего (16) эпидермиса, толщина листа (1) и палисадной ткани (2).

Во второй плеяде тесная связь наблюдается между толщиной внешних стенок клеток нижнего (13) и верхнего (7) эпидермиса. Ей свойственны также следующие признаки: ширина клеток верхнего (8) и нижнего (14) эпидермиса, ширина устьиц нижнего (18) и верхнего эпидермиса (10), а также высота клеток палисадной паренхимы.

Заключение

По результатам нашего исследования анатомическое строение листьев *S. Dolichostylos* меняется в зависимости от возрастных состояний исследованных растений. В ювенильных и иматурных листьях по сравнению с таковыми у взрослых растений лучше выражены мезоморфные признаки.

По нашему мнению, проростки изучаемого вида больше страдают от чрезмерной инсоляции, нежели от недостатка влаги и высоких температур. Известно, что под действием избыточной солнечной радиации у растений развивается палисадная ткань, состоящая из клеток с высоким коэффициентом удлиненности. Водный стресс, как известно, влияет на развитие водозапасающей бесхлорофильной паренхимы, а температура — на размеры клеток тканей. В подтверждение того, что семядоли не страдают от недостатка влаги и чрезмерных температур, свидетельствуют такие анатомические признаки: средний размер клеток эпидермиса, средняя толщина листовой пластинки, отсутствие бесхлорофильной паренхимы. Выживание проростков обеспечивается хорошо развитым эпидермально-покровным комплексом, сформированным толстостенным эпидермисом и простыми трихомами. Назовем основные признаки данного вида: форма и особенности опушения семядолей, практически не выраженный эпикотиль, а также ювенильные листья, резко отличающиеся размером и формой от листьев генеративных растений. Учитывая филогенетические связи рода *Syrenia*, следует обратить внимание на разницу в опушении ювенильных и генеративных особей изучаемого вида. Если генеративные растения *S. dolichostylos* опушены двураздельными волосками, то в ювенильных наблюдаются трех-, четырех-, а иногда и пятираздельные волоски, характерные для взрослых особей представи-

телей рода *Erysimum*. Эти данные свидетельствуют в пользу того, что род *Syrenia* своим происхождением связан с родом *Erysimum* и возник в процессе ксерофитизации одной из ветвей древнего третично-лесного типа последнего, на что указывал М.В. Клоков [13].

Таким образом, в анатомическом строении семядолей ювенильных и имматурных листьев растений *S. dolichostylos* отсутствуют признаки высокой специализации.

Однофакторный дисперсионный анализ выявил достоверное влияние экологических факторов на семь из 19 анатомических признаков, в частности, на высоту клеток палисадной паренхимы, толщину наружных стенок эпидермальных клеток, ширину клеток верхнего эпидермиса, количество устьиц верхнего и нижнего эпидермиса, ширину устьиц нижнего эпидермиса.

Используя результаты корреляционного анализа, мы обнаружили две основные плеяды количественных анатомических признаков. Первая объединяет признаки с сильными корреляциями, и центральное место в ней занимает толщина листа и палисадной ткани, вокруг которых объединяются признаки количества клеток и устьиц верхнего и нижнего эпидермиса, а также количества клеток палисадной паренхимы. Признаки второй плеяды имеют средние или низкие корреляционные связи. У растений *S. dolichostylos* наблюдается большая согласованность между признаками мезофилла и эпидермальной ткани.

Результаты корреляционного анализа показали, что основными признаками, отражающими приспособления *S. dolichostylos* к экстремальным условиям существования, являются толщина листа и палисадной паренхимы, а также признаки устьичного аппарата.

Итак, согласно результатам данного исследования, приспособление *S. dolichostylos* к неблагоприятным условиям роста происходит как путем повышения специализации мезофилла листьев, так и формированием достаточно мощного эпидермально-покровного комплекса (толстые стенки клеток эпидермиса с выразительным слоем кутикулы и рассеянное опушение).

Д.Д. Футорний, В.А. Баданіна

МІНЛИВІСТЬ АНАТОМІЧНИХ ОЗНАК У РОСЛИН *SYRENIA* *DOLICHOSTYLOS* KLOKOV В ПРОЦЕСІ ОНТОМОРФОГЕНЕЗУ

Досліджено анатомічну будову листків рослин *S. dolichostylos* різних вікових фаз. Встановлено, що при переході рослин від однієї фази розвитку до іншої в анатомічній структурі листків відбуваються помітні зміни. Для вивчення мінливості враховувалося 19 кількісних анатомічних ознак. У результаті однофакторного дисперсійного аналізу встановлено ознаки, на які достовірно впливають умови навколишнього середовища (висота клітин палисадної паренхіми, товщина зовнішніх стінок епідермальних клітин, ширина клітин верхньої епідерми; кількість продихів верхньої і нижньої епідерми; ширина продихів нижньої епідерми), і ознаки, на які вплив досліджуваного фактора не доведено. Враховуючи результати кореляційного аналізу, виявлено дві основні плеяди кількісних анатомічних ознак. Перша об'єднує ознаки з сильними кореляціями, і центральне місце в ній займають товщина листка і палисадної тканини, навколо яких об'єднуються ознаки кількості клітин і продихів верхньої і нижньої епідерми, а також кількості клітин палисадної паренхіми. Ознаки другої плеяди мають середні або низькі кореляційні зв'язки. Отримані результати свідчать про високу узгодженість між ознаками мезофілу та епідермальної тканини у рослин *S. dolichostylos*.

Ключові слова: кліматичні зміни, антропогенний вплив, адаптація, онтогенез, дисперсійний аналіз.

D.D. Futorny, V.A. Badanina

THE VARIABILITY OF ANATOMIC SIGNS OF *SYRENIA DOLICHOSTYLOS* KLOKOV PLANTS IN THE PROCESS OF ONTOMORPHOGENESIS

The anatomical structure of the leaves of the plants *S. dolichostylos* of different age phases was studied. It was found that noticeable changes occur in the anatomical structure of the leaves, when plants move from one phase of development to another. 19 quantitative anatomical features were taken into account to study the variability. As a result of single — factor analysis of variance, features that were significantly influenced by environmental conditions (height of palisade parenchyma cells, thickness of the outer walls of epidermal cells, width of upper epidermis cells, number of upper and lower epidermis stomata, width of the lower epidermis stomata) and features which were not proven to be influenced by the studied factor were defined. Two main pleiades of quantitative anatomical features were revealed using the results of the correlation analysis. The first pleiad combines features with strong correlations where the thickness of the leaf and palisade tissue are major. The feature of the number of cells and stomata of the upper and lower epidermis as well as the number of cells of the palisade parenchyma are combined around them. The features of the second pleiade have medium or low correlations. The obtained results indicate a great consistency between the feature of the mesophyll and epidermal tissue in plants of *S. dolichostylos*.

Keywords: climatic changes, anthropogenic impact, adaptation, ontogenesis, analysis of variance.

1. Verstraete M.M., Schwartz S.A. Desertification and global change Plant Ecology. 1991. **91**(1). P. 3–13. DOI: 10.1007/BF00036043/
2. Ahmad Parvaiz, Azooz M.M., Prasad M.N.V. Ecophysiology and responses of plants under salt stress. Springer, 2013. 512 p.
3. Бутник А.А. Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии: Деревья, кустарники, кустарнички. Изд-во «ФАН» Узбекской ССР, 1991. **1**. 148 с.
4. Пьянков В.И., Мокронос А.Т. Основные тенденции изменения растительности Земли при глобальном повышении температуры. Физиология растений. 1993. **40**, № 4. С. 515–531.
5. Шерстюков Б.Г. Изменения, изменчивость и колебания климата. Обнинск: ФГБУ "ВНИИ-ГМИ-МЦД", 2008. 247 с.
6. Wright Ian J., Reich Peter B., Westoby Mark. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*. 2004. **428**. P. 821–827. DOI: 10.1038/nature02403.
7. Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.: Л.: АН СССР, 1939. 610 с.
8. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 309 с.
9. Бутник А.А. Морфологические показатели адаптации растений к аридным условиям. *Цитология*. 1991. **33**, № 5. С. 91–92.
10. Иванова Л.А. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп. *Экология*. 2014. **2**. С. 109–118.
11. Васильев Б.Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л.: ЛГУ, 1988. 208 с.
12. Захарович С.Ф. К методике описания эпидермиса листа. *Вестн. Ленинград. ун-та*. 1954. **4**. С. 65–75.
13. Клоков М.В. Нові матеріали до пізнання української флори. Ч. 3. Нові види з родин гвоздичних, гречкових та хрестоцвітих. *Ботанічний журнал АН УРСР*. 1948. **5**(1). С. 20–31.

Получено 17.04.2019