



УДК 539.214:581.45:582.746.51

© 2009

Н. Ю. Волошина, Н. О. Білявська

Анатомічні ознаки листків з різних рівнів крони та їх пластичність у *Acer platanoides* і *A. tataricum*

(Представлено членом-кореспондентом НАН України Я. П. Дідухом)

Досліджено 10 анатомічних показників листків з верхньої та нижньої частин крони дерев *Acer platanoides* (тіньовитривалий вид) і *A. tataricum* (напівтіньовитривалий вид) та їх індекси пластичності. Встановлено, що на верхівках крони середня товщина листка *A. platanoides* в 1,3 раза перевищує таку нижніх листків за рахунок збільшення висоти палисадної паренхіми (в 1,3 раза) та губчастої паренхіми (в 1,6 раза) і потоншення нижньої епідерми (в 0,87 раза). Не виявлено різниці між товщиною верхніх та нижніх листків у *A. tataricum*, а також верхньої епідерми в обох видів. Види відрізняються за парціальними об'ємами тканин листків вздовж крони, крім нижньої епідерми у *A. tataricum*. Істотні відмінності між вивченими видами виявлено в пластичності 9 з 10 показників, тоді як пластичність об'єму міжклітинного простору однакова в обох видів клену. Пластичності показників залежать від потреб виду в освітленні.

Сучасні наукові дослідження підкреслюють головним чином роль фізіологічних параметрів у формуванні конкурентної здатності рослин, однак характеристики світлозбирального комплексу та активності фотосинтезу також залежать від численних структурних показників. Дійсно, метаболізм біохімічних процесів, які відбуваються в хлоропласті, залишається досить консервативним протягом філогенетичного розвитку. Проте еволюція рослинного світу передбачає існування величезної різноманітності анатомічних і морфологічних характеристик, що дозволяє рослинам ефективно змінювати поглинання світла листками [1]. Їхні зміни протягом еволюції, онтогенетичного розвитку та під дією навколишнього середовища, а також численність важливих показників і їхніх комбінацій ускладнюють прогнозування функціонування рослин за такими параметрами. Необхідно зазначити, що більшість показників, які впливають на одну й ту ж функцію рослини, змінюються паралельно під впливом факторів навколишнього середовища та залежно від виду [2]. Розуміння такої скоординованої мінливості основних структурних параметрів може істотно спростити прогнозування розвитку рослин в умовах майбутніх змін клімату.

Серед факторів, що контролюють еволюцію будови листка, чільне місце посідає положення листків відносно світлового потоку [3]. Внаслідок очевидної генетичної гете-

рогенності екотипів, які ростуть за різних умов освітлення [4], вважається доцільним проводити дослідження адаптаційної здатності рослин до різних рівнів освітлення, порівнюючи характеристики листків з різних частин крони одного й того ж дерева, тобто в градієнті освітленості вздовж крони. Завдяки пластичності структури листка, зокрема його анатомічної будови, відбувається пристосування рослин до різних умов освітленості [5]. Незважаючи на численні дослідження пластичності анатомічних ознак листків всередині крони, наше уявлення про цей феномен залишається фрагментарним.

Останнім часом у зв'язку з розташуванням листків у кроні вивчено деякі анатомічні характеристики листків у дерев *Elaeagnus angustifolia*, що росли у долині р. Ріо-Негро в Аргентині [6], та трьох деревних видів (*Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* і *Pistacia lentiscus*) [7]. Показано [6], що більша товщина верхніх листків у порівнянні з нижніми обумовлена присутністю ще одного шару клітин палісадної паренхіми, внаслідок чого збільшується парціальний об'єм мезофілу в листках верхівки.

У наших попередніх дослідженнях морфологічних і фотосинтетичних характеристик листка двох видів клену, *Acer platanoides* і *A. tataricum*, які відрізняються за тіншовитривалістю, виявлено статистично достовірні відмінності між верхніми та нижніми листками за морфологічними показниками, а саме відносним вмістом води, питомою площею та питомою масою листка, що свідчить про існування в них різних стратегій пристосування до протилежних умов освітлення в кроні дерев. Це підтверджено даними стосовно функціонального стану фотосинтетичного апарату, які вказують на наявність міжвидових відмінностей у ступені фотоінгібування за умов високих рівнів освітлення [8].

Використання лише розмірів та морфології листка як індикаторів пластичності явно недостатньо, і тому слід брати до уваги також такі анатомічні ознаки, як організація і об'єм тканин листка. Метою нашого дослідження була перевірка ступеня варіабельності параметрів анатомічної структури листків між різними за висотою частинами крони дерева, що може бути індикатором їх здатності до адаптації, у видів *A. platanoides* і *A. tataricum*, які відрізняються за тіншовитривалістю, та визначення стратегій їх пристосування на тканинному рівні до градієнта освітленості вздовж крони.

Матеріали та методи. Дослідження проводили в середині літа у 2006–2007 рр. на рослинному матеріалі, що відбирали в ботанічному заказнику загальнодержавного значення “Лісники” (30°32' с. д. та 50°17' пн. ш.) у межах кленово-ясеневовільхового лісу [9]. У дослідженнях використовували листки з п'яти дерев тіншовитривалого виду *A. platanoides* та напівтіншовитривалого виду *A. tataricum*. Верхні листки брали з гілок на верхівках молодих дерев на висоті більше ніж 4 м, тоді як нижні листки — з гілок, розташованих на висоті нижче 1 м. Щільність потоку фотонів на поверхні листків, яка визначалася в природних умовах над відібраними листками (прилад LI-250 light meter фірми “LI-COR”, США), становила у дерев *A. tataricum* (314,52 ± 28,00) мкмоль/(м² · с) на верхівці крони та (21,25 ± 1,68) мкмоль/(м² · с) в її нижній частині, у *A. platanoides* — відповідно (133,25 ± 12,34) та (17,75 ± 1,58) мкмоль/(м² · с), тоді як при повному освітленні цей показник досягав (1133,55 ± 52,53) мкмоль/(м² · с).

Виміри компонентів анатомічної будови проводили на 10 непошкоджених, повністю розтягнутих зрілих листках з п'яти дерев на кожному рівні (верхня або нижня частини крони); висічки брали з середньої частини листків справа від центральної жилки. Товщину листкової пластинки, палісадної та губчастої паренхіми, верхнього та нижнього епідермісу вимірювали за допомогою окуляр-мікрометра на поперечних зрізах між судинними пучками, які готували для світлооптичного дослідження за загальноприйнятою методикою і забарвлю-

вали 1% розчином толуїдинового синього О. Зрізи фотографували та їх зображення сканували для кількісної обробки цифрових зображень. Підрахунок парціальних об'ємів тканин на зображеннях зрізів проводили за допомогою програми UTHSCSA ImageTool (версія 3.0, США). Статистичну обробку даних виконували за допомогою програм Microsoft Office Excel і Statistica 6.0.

Індекс фенотипічної пластичності, що виражається у відносних одиницях і коливається в межах від нуля до одиниці, визначали для кожного показника і виду за різного освітлення як відношення різниці між максимальним і мінімальним значеннями до максимального значення [10]. Середній індекс фенотипічної пластичності підраховували для кожного виду як середнє суми значень індексів пластичності, отриманих для всіх п'яти показників стосовно товщини та парціальних об'ємів окремих тканин листків.

Результати та обговорення. За результатами анатомічних досліджень структури листків з різних рівнів крони *A. platanoides* та *A. tataricum* (табл. 1) статистично достовірна різниця між середньою товщиною верхніх та нижніх листків встановлена тільки у тіньовитривалого виду *A. platanoides* (в 1,3 раза) у першу чергу за рахунок збільшення довжини клітин одношарової палісадної паренхіми (в 1,3 раза) та висоти тришарової зони губчастої паренхіми (в 1,6 раза) у верхніх листках, навіть незважаючи на потоншення в них шару нижньої епідерми на 14%. Одержані нами дані корелюють з результатами досліджень листків з різних ярусів крони лоху вузьколистого, у якого різниця товщини листків досягала 45% [6], та дуба кам'яного [7].

У дерев *A. tataricum* достовірне подовження клітин одношарової палісадної паренхіми (на 23%) у листках верхнього ярусу порівняно з нижніми листками крони нівелювалося потоншенням нижньої епідерми (на 9%) і деяким зменшенням товщини губчастої паренхіми, у результаті чого різниця між товщиною верхніх та нижніх листків становила близько 3% і не була статистично достовірною (див. табл. 1).

Зазначимо, що верхня епідерма виявилася єдиною тканиною, товщина якої не залежить не тільки від рівня освітлення на різних ярусах крони, але і від виду клену (див. табл. 1). Така консервативність даної ознаки в градієнті освітлення у кленів є феноменом, що не спостерігався у листків дуба, філіреї та фісташки з лісів Італії [7], а також у дерев *Elaeagnus angustifolia*, у яких цей параметр корелював з висотою ярусу крони, звідки брався рослинний матеріал, тоді як товщина нижньої епідерми у листків маслини залишалася без змін [6]. У нашому ж дослідженні в обох видів клену останній параметр мав чітку обернену залежність від ступеня освітленості (див. табл. 1), як і у кам'яного дуба [7]. Така розбіжність наведених результатів різних досліджень може бути обумовлена світловим режимом ро-

Таблиця 1. Анатомічні показники листків кленів з верхньої (ВЛ) та нижньої (НЛ) частин крони, мкм

| Вид | Епідерма верхня | Палісадна паренхіма | Губчаста паренхіма | Епідерма нижня | Товщина листка |
|-----------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|--------------------------|---------------------------|
| <i>A. platanoides</i> | | | | | |
| ВЛ | 11,58 ± 0,74 ^a | 26,91 ± 0,91 ^b | 30,64 ± 0,86 ^b | 8,00 ± 0,50 | 77,13 ± 1,24 ^b |
| НЛ | 12,08 ± 0,71 ^a | 20,37 ± 0,87 ^a | 19,05 ± 1,14 ^a | 9,12 ± 0,28 ^г | 60,62 ± 3,33 ^a |
| <i>A. tataricum</i> | | | | | |
| ВЛ | 11,63 ± 0,08 ^a | 24,50 ± 0,39 ^b | 29,22 ± 0,50 ^b | 6,19 ± 0,20 ^a | 71,54 ± 1,77 ^b |
| НЛ | 11,78 ± 0,62 ^a | 19,83 ± 0,84 ^a | 31,08 ± 0,62 ^b | 6,74 ± 0,20 ^b | 69,43 ± 1,64 ^b |

Примітка. Тут і в табл. 2 різними буквами в межах однієї графі позначено різницю значень з рівнем імовірності $P \leq 0,05$.

слин: більш жорсткі умови інсоляції спричиняли потовщення верхньої епідерми у найбільш освітлених листків дерев *Elaeagnus angustifolia* в Аргентині [6] та у декількох видів дерев в Італії [7] у порівнянні з кленами в лісах біля Києва.

Характер пристосування до градієнта освітлення в досліджених видів роду *Acer* можна оцінити також, порівнюючи дані про частку окремих тканин у загальному об'ємі листків (табл. 2). Так, загальними закономірностями для обох видів були зміни в парціальних об'ємах верхньої епідерми, палісадної та губчастої паренхіми і міжклітинників. Внесок нижньої епідерми в об'єм верхніх листків у *A. platanoides* виявився значно меншим (на 33%), ніж у нижніх листків, тоді як у *A. tataricum* достовірної різниці за цим параметром не спостерігалось.

Отже, той факт, що верхні листки *A. platanoides* товстіші за нижні, свідчить про більший внесок тканин мезофілу в цих листках (див. табл. 1, 2). Розподіл клітин у шарах тканин паренхіми листків *A. platanoides* та *A. tataricum* залишається постійним у градієнті освітлення, проте середня довжина клітин в одношаровій палісаді верхніх листків значно більша, ніж у нижніх листків, що є загальною ознакою для обох видів клену. Це може розглядатися як структурний механізм, який посилює фотосинтез на одиницю площі листка та сприяє підвищенню ефективності використання води, оскільки товстіший листок має більшу внутрішню площу поверхні мезофілу на одиницю площі листової пластинки [11, 12], більший вміст азоту і фотосинтетичного апарату на площу листка [13, 14].

Індекси пластичності розглянутих вище параметрів анатомічної будови листків досліджених видів клену наведено в табл. 3. Як свідчать дані таблиці, товщина окремих тканин має істотно менші індекси пластичності, ніж парціальні об'єми. Однак міжвидові відмінності між середніми індексами пластичності були більшими за товщиною (на 42% у листків *A. platanoides* порівняно з листками *A. tataricum*), ніж за об'ємом (відповідно на 34%).

Таблиця 2. Співвідношення парціальних об'ємів компонентів анатомічної структури листків кленів з верхньої (ВЛ) та нижньої (НЛ) частин крони, %

| Вид | Епідерма верхня | Палісадна паренхіма | Губчаста паренхіма | Міжклітинники | Епідерма нижня |
|-----------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| <i>A. platanoides</i> | | | | | |
| ВЛ | 14,77 ± 0,90 ^a | 28,76 ± 1,79 ^b | 26,79 ± 1,91 ^b | 20,03 ± 1,19 ^a | 9,65 ± 0,52 ^a |
| НЛ | 18,19 ± 1,46 ^b | 22,22 ± 0,80 ^a | 19,37 ± 1,31 ^a | 25,74 ± 2,29 ^b | 14,48 ± 0,61 ^b |
| <i>A. tataricum</i> | | | | | |
| ВЛ | 15,87 ± 0,36 ^a | 30,86 ± 1,77 ^b | 24,90 ± 0,92 ^c | 19,24 ± 1,40 ^a | 9,13 ± 0,47 ^a |
| НЛ | 17,32 ± 0,41 ^b | 23,54 ± 0,85 ^a | 23,11 ± 0,56 ^b | 27,05 ± 1,40 ^b | 8,98 ± 0,41 ^a |

Таблиця 3. Індекси пластичності товщини та парціальних об'ємів компонентів анатомічної структури листків *A. platanoides* і *A. tataricum*

| Вид | Епідерма верхня | Палісадна паренхіма | Губчаста паренхіма | Епідерма нижня | Товщина листка | Міжклітинники | Середній індекс |
|-----------------------|-----------------|---------------------|--------------------|----------------|----------------|---------------|-----------------|
| Товщина | | | | | | | |
| <i>A. platanoides</i> | 0,45 | 0,19 | 0,34 | 0,44 | 0,39 | — | 0,36 |
| <i>A. tataricum</i> | 0,20 | 0,27 | 0,14 | 0,21 | 0,24 | — | 0,21 |
| Об'єм | | | | | | | |
| <i>A. platanoides</i> | 0,45 | 0,34 | 0,49 | 0,50 | — | 0,47 | 0,45 |
| <i>A. tataricum</i> | 0,16 | 0,41 | 0,18 | 0,28 | — | 0,47 | 0,30 |

Також відмічено, що серед усіх індексів пластичності вищі величини притаманні листкам *A. platanoides*, за винятком товщини та об'єму палисадної паренхіми. Істотні відмінності між вивченими видами виявлено в пластичності 9 з 10 показників, тоді як пластичність об'єму міжклітинного простору була однаковою в обох видів клену.

У градієнті освітленості вища пластичність товщини та об'єму тканин у листків *A. platanoides* може бути перевагою для дерев цього виду, оскільки вони ростуть як у затінку, так і на відкритих ділянках лісу. У нижній частині крони рослини формували тонші листки, тоді як на верхівці крони товщина листків була більшою переважно за рахунок потовщення тканин мезофілу, що, у свою чергу, забезпечує високу активність фотосинтезу.

Таким чином, вивчені нами види клену мають певні анатомічні відмінності у пристосуванні до різних умов освітлення в кроні дерев: *A. platanoides* виявляє вищу мінливість більшості ознак тканин листків, ніж *A. tataricum*, що може пояснювати високий ступінь адаптації анатомічної будови тіншовитривалого виду та його більш широке екологічне розповсюдження в лісах зони помірного клімату.

Алометричні показники анатомічної будови листків можуть бути індикаторами впливу не тільки освітлення, але і наступних змін клімату [15]. Тому прогнозування майбутніх перебудов у рослинах може базуватися також на чіткому уявленні про вплив кліматичних умов на анатомію листків.

1. Smith S. D., Naumburg E., Niinemets U. et al. Environmental constraints. Leaf to landscape // *Ecol. Stud.* – 2004. – **178**. – P. 262–294.
2. Niinemets Ü., Sack L. Structural determinants of leaf light-harvesting capacity and photosynthetic potentials // *Progr. Bot.* – 2006. – **64**. – P. 439–471.
3. Горьшина Т. К. Экология растений. – Москва: Высш. шк., 1979. – 367 с.
4. Clair St. J. B., Sniezko R. A. Genetic variation in response to shade in coastal Douglas-fir // *Can. J. Forest. Res.* – 1999. – **29**, No 11. – P. 1751–1763.
5. Dickison W. C. Integrative Plant Anatomy. – New York: Academic Press, 2000. – 531 p.
6. Klich M. G. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity // *Environ. Exp. Bot.* – 2000. – **44**, No 2. – P. 171–183.
7. Gratani L., Covone F., Larcher W. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis // *Trees.* – 2006. – **20**. – P. 549–558.
8. Волошина Н. Ю., Топчий Н. М., Белявська Н. О., Дідух Я. П. Морфологічні ознаки та стан фотосинтетичного апарату листків *Acer platanoides* і *A. tataricum* з різних рівнів крони // *Доп. НАН України.* – 2008. – № 8. – С. 153–159.
9. Дідух Я. П., Єрмоленко В. М., Крижанівська О. Т. та ін. Екологічна стежка (методика, організація, характеристика модельної стежки “Лісники”). – Київ: Фітосоціоцентр, 2000. – 88 с.
10. Valladares F., Martinez-Ferri E., Balaguer L. et al. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? // *New Phytol.* – 2000. – **148**, No 1. – P. 79–91.
11. James S. A., Smith W. K., Vogelmann T. C. Ontogenetic differences in mesophyll structure and chlorophyll distribution in *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* (Myrtaceae) // *Amer. J. Bot.* – 1999. – **86**, 198–207.
12. Slaton M. R., Hunt E. R., Smith W. K. Estimating nearinfrared leaf reflectance from leaf structural characteristics // *Ibid.* – 2001. – **88**, No 2. – P. 278–284.
13. Kitajima K., Mulkey S. S., Wright S. J. Variation in crown light utilization characteristics among tropical canopy trees // *Ann. Bot.* – 2005. – **95**. – P. 535–547.
14. Shipley B., Lechowicz M. J. The functional co-ordination of leaf morphology, nitrogen concentration, and gas exchange in 40 wetland species // *Ecoscience.* – 2000. – **7**, No 1. – P. 183–194.
15. Pritchard S. G., Rogers H. H., Prior S. A. et al. Elevated CO₂ and plant structure: a review // *Global Change Biol.* – 1999. – **5**. – P. 807–837.

Within-crown foliar anatomical characteristics and their plasticities in *Acer platanoides* and *A. tataricum*

*We studied 10 anatomical foliage traits and their plasticity indices at top and bottom of Acer trees (*A. platanoides*, shade-tolerant, and *A. tataricum*, moderately shade-tolerant). At canopy tops, the thickness of *A. platanoides* leaves was on average 1.3 times that at bottoms due to the palisade parenchyma 1.3 times higher, the spongy parenchyma 1.6 times higher, and the lower epidermis 0.87 thinner. The thickness of leaves in *A. tataricum* and the thickness of the upper epidermis in both species were invariant across the crown locations. Species differed in the partial volumes of leaf tissues across the crown, apart from the lower epidermis in *A. tataricum*. Significant distinctions between the species studied were revealed in intracanopy plasticity for 9 from 10 leaf traits, whereas the plasticity of intercellular spaces' volumes was similar in both maple species. The trait plasticities were dependent on the species' light requirements.*