

УПРАВЛЕНИЕ В ЭКОНОМИЧЕСКИХ И БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ

УДК 582.677.1

О.А. Футорна, В.А. Баданина, М.Н. Гайдаржи, А.В. Голубенко,
Н.Ю. Таран

ИЗМЕНЧИВОСТЬ АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ У ВИДОВ РОДА *MAGNOLIA* L. НА ПЕРВЫХ ЭТАПАХ ОНТОМОРФОГЕНЕЗА

Ключевые слова: *Magnolia* L., анатомическое строение листа, онтоморфогенез, адаптация.

Введение

Магнолии — реликтовые растения, представители древней флоры Земли. Отпечатки листьев, иногда плодов, семян и цветков магнолиевых известны с ценоманских отложений Европы и Северной Америки [1]. О древности рода свидетельствует естественный ареал их распространения — две области земного шара: Восточная Азия и Гималаи, а также Северная и Центральная Америка. В естественных местообитаниях магнолии предпочитают влажные горные леса [2]. Большинство видов магнолий — мезофиты, плохо растут на чрезмерно сухих почвах.

Род насчитывает около 80 видов вечнозеленых и листопадных деревьев и кустарников, которые занимают одно из первых мест среди красивоцветущих древесных растений [3–6] и широко используются в озеленении в странах Западной Европы. Несмотря на это, в умеренном климате Украины культивируют лишь незначительное количество видов магнолий (3–4 таксоны), хотя экологический потенциал рода гораздо шире [7].

Ведущие центры интродукции рода *Magnolia* в Украине — Ботанический сад им. акад. А.В. Фомина ННЦ «Институт биологии и медицины» КНУ им. Тараса Шевченко и Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко НАН Украины. В Ботаническом саду им. акад. А.В. Фомина собрана самая большая в Украине коллекция магнолий, которая насчитывает более 65 видов, разновидностей, гибридов и форм [8].

Учитывая результаты наших предыдущих исследований магнолий в условиях Ботанического сада [9–11], нужно отметить их хороший рост и развитие, репродуктивную способность, высокое значение вегетационного индекса нормализованной разницы NDVI (Normalized difference vegetation index), высокую декоративность и высокую адаптационную способность к изменению условий среды. Исследование видового состава насаждений ботанического сада и тепловизионные исследования выявили преимущества и недостатки отдельных видов деревьев.

Адаптация как результат природного отбора определяется конкретными механизмами реакций и выражается в определенной координации структур и функ-

© О.А. ФУТОРНА, В.А. БАДАНИНА, М.Н. ГАЙДАРЖИ, А.В. ГОЛУБЕНКО, Н.Ю. ТАРАН, 2020

Международный научно-технический журнал
«Проблемы управления и информатики», 2020, № 2

ций между системами органов растений [12]. Для характеристики адаптивных свойств организмов необходимо выявить специфику их адаптаций по этапам онтогенеза, каждый из которых имеет свои лимитирующие факторы. Установлено, что различия между ювенильными, молодыми и взрослыми растениями четко отображаются в анатомическом строении листьев [13].

Нами изучены направления адаптации анатомической структуры листьев листопадных видов рода *Magnolia* на первых этапах онтоморфогенеза. Для достижения цели поставлены следующие задачи:

- исследование количественных анатомических признаков листьев на первых этапах онтоморфогенеза;
- определение корреляционных связей между количественными анатомическими признаками;
- определение группы признаков, которые обнаруживают взаимосвязанное проявление в онтогенезе.

Исследование количественных анатомических признаков листьев

Исследования проводились в 2017–2019 гг. на растениях листопадных магнолий, произрастающих на территории Ботанического сада им. акад. О.В. Фомина Киевского национального университета имени Тараса Шевченко: Магнолия зубчатая (*M. denudata* Desr.), Магнолия кобус (*M. kobus* DC), Магнолия обратнойцевидная (*M. obovata* Thunb.).

Растительный материал фиксировали в смеси формалин–уксусная кислота–этанол. Учитывая изменения строения мезофилла и проекции эпидермальных клеток в различных частях растения, для анализа брали фрагменты листьев в средней части их длины.

Микропрепараты поперечного среза листьев и стеблей толщиной 10–15 мкм изготавливали по методике [14] с помощью замораживающего микротомы ОМТ-28–02 (KB-Technom, Russia) и микротомы-криостата МК-25 (Россия). Эпидермальную ткань изучали дополнительно, рассматривая ее с поверхности листа, для этого готовили парадермальные препараты (среднюю треть листа исследуемых видов выдерживали в мацерующем растворе). Препараты окрашивали слабым раствором сафранина, гематоксилином и Суданом III. Исследования проводили с помощью микроскопа Olympus System Microscope Model BX41 (Япония) с камерой Olympus Digital Camera C5050 Zoom (Япония). Эпидермальную ткань изучали дополнительно на сканирующем микроскопе. Описание анатомических признаков осуществляли по методике [15, 16].

В табл. 1 приведены количественные анатомические признаки листьев растений *Magnolia denudata* Desr. и их описательная статистика, где 1 — толщина листовая пластинки, 2 — толщина мезофилла, 3 — толщина палисадной ткани, 4 — толщина внешней периклиальной стенки клеток верхнего эпидермиса, 5 — высота клеток верхнего эпидермиса, 6 — количество клеток верхнего эпидермиса, 7 — толщина внешней периклиальной стенки клеток нижнего эпидермиса, 8 — высота клеток нижнего эпидермиса, 9 — количество клеток нижнего эпидермиса, 10 — количество устьиц нижнего эпидермиса, 11 — высота клеток палисадной ткани, 12 — ширина клеток палисадной ткани.

Основные клетки адаксиального и абаксиального эпидермисов характеризуются как очень крупные, их количество составляет $240 \pm 1,15$ клеток на 1 мм^2 и $351,55 \pm 1,46$ клеток на 1 мм^2 соответственно. Абаксиальный эпидермис характеризуется малым числом устьиц ($124,26 \pm 0,884$ штук на 1 мм^2), устьичный индекс 2,8.

Таблица 1

Признаки	Mean, mkm	Minimum, mkm	Maximum, mkm	Std. Dev.	Standard error of mean, mkm
1	121,93	35,09	138,11	30,64	9,690
2	100,72	91,98	105,09	4,041	1,278
3	25,18	20,41	30,50	3,155	0,997
4	2,78	1,9	3,47	0,575	0,182
5	19,20	14,31	25,03	3,652	1,155
6	240,23	235,12	247,0	3,636	1,149
7	2,31	1,83	3,19	0,420	0,133
8	16,55	10,72	23,48	3,741	1,183
9	351,55	345,0	358,2	4,629	1,463
10	124,26	119,6	128,58	2,659	0,841
11	24,67	22,76	28,95	2,457	0,777
12	15,64	12,72	18,47	1,653	0,523

Толщина листовой пластинки на поперечном срезе $121,93 \pm 9,69$ мкм, пластинка характеризуется как тонкая. Форма эпидермальных клеток на одной и той же стороне листа варьирует от вытянуто-округлой (над и под мезофиллом) до округлой (над и под средней жилкой). Эпидермальная ткань однослойная, крупноклеточная, общая ее толщина равна $35,75 \pm 0,93$ мкм, что составляет 29 % от толщины листа. И адаксиальный, и абаксиальный эпидермисы имеют примерно равную толщину, что составляет около 15 % и 14 %, соответственно, от толщины листовой пластинки. Стенки клеток как верхнего, так и нижнего эпидермиса умеренной толщины.

Мезофилл дорзовентральный, толщиной $100,72 \pm 1,28$ мкм, коэффициент палисадности очень низкий (25 %), по количеству клеточных слоев (4–6) относится к умеренно слоистому. Палисадная паренхима однослойная (иногда двухслойная), клетки ее очень широкие (коэффициент удлиненности равен 1,6) и плотно расположены. Губчатая ткань представлена двумя-тремя слоями достаточно больших округлых клеток.

В табл. 2 приведены количественные анатомические признаки листьев растений *Magnolia kobus* DC. и их описательная статистика, где 1 — толщина листовой пластинки, 2 — толщина мезофилла, 3 — толщина внешней периклиальной стенки клеток верхнего эпидермиса, 4 — высота клеток верхнего эпидермиса, 5 — количество клеток верхнего эпидермиса, 6 — толщина внешней периклиальной стенки клеток нижнего эпидермиса, 7 — высота клеток нижнего эпидермиса, 8 — количество клеток нижнего эпидермиса, 9 — количество устьиц нижнего эпидермисов.

Основные клетки адаксиального и абаксиального эпидермисов крупные, их количество составляет $531,68 \pm 22,43$ клеток на 1 мм^2 и $436,61$ клеток на 1 мм^2 соответственно. Устьиц много ($426,94 \pm 3,68$ штук на 1 мм^2), устьичный индекс 1,02.

Толщина листовой пластинки на поперечном срезе $146,16 \pm 3,48$ мкм, пластинка характеризуется как очень тонкая. Эпидермальная ткань однослойная, общая ее толщина равна $30,25 \pm 0,43$ мкм, что составляет 24 % от толщины листа. И адаксиальный, и абаксиальный эпидермисы имеют примерно равную толщину, что составляет по 7 % от толщины листовой пластинки. Несколько отличается толщина клеточных стенок верхнего и нижнего эпидермисов и, соответственно, первая имеет клетки со стенками умеренной толщины, а вторая — тонкие стенки.

Мезофилл гомогенно-губчатого типа характеризуется большими межклеточниками, его толщина составляет $100,19 \pm 0,01$ мкм, по количеству слоев клеток (4–6) относится к умеренно слоистому.

Таблица 2

Признаки	Mean, mkm	Minimum, mkm	Maximum, mkm	Std. dev.	Standard error of mean, mkm
1	146,16	130,92	164,24	11,0162	3,48
2	100,19	94,87	105,36	3,7569	1,19
3	2,61	1,62	3,960	0,75	0,24
4	20,05	15,78	23,450	2,49	0,79
5	531,68	449,16	625,000	70,93	22,43
6	1,42	1,19	1,59	0,137	0,04
7	15,27	10,94	20,750	2,93	0,93
8	426,94	415,0	439,000	11,64	3,68
9	229,1	222,9	231,5	2,345	0,741

В табл. 3 приведены количественные анатомические признаки листьев растений *Magnolia obovata* Thunb. и их описательная статистика, где 1 — толщина листовая пластинки, 2 — толщина мезофилла, 3 — толщина палисадной ткани, 4 — толщина внешней периклиальной стенки клеток верхнего эпидермиса, 5 — высота клеток верхнего эпидермиса, 6 — количество клеток верхнего эпидермиса, 7 — толщина внешней периклиальной стенки клеток нижнего эпидермиса, 8 — высота клеток нижнего эпидермиса, 9 — количество клеток нижнего эпидермиса, 10 — количество устьиц нижнего эпидермиса, 11 — высота клеток палисадной ткани, 12 — ширина клеток палисадной ткани.

Таблица 3

Признаки	Mean, mkm	Minimum, mkm	Maximum, mkm	Std. Dev.	Standard error of mean, mkm
1	243,99	228,53	265,2	11,80	3,73
2	129,48	124,56	134,56	3,67	1,16
3	54,27	48,07	73,12	7,40	2,34
4	4,54	2,1	6,24	1,26	0,39
5	18,38	16,84	20,93	1,08	0,34
6	567,19	500,0	625,0	46,28	14,63
7	2,07	1,53	1,84	1,57	1,921
8	25,42	24,58	26,24	0,59	0,18
9	392,89	312,5	437,5	36,14	11,43
10	184,46	104,16	229,16	34,80	11,01
11	23,37	20,55	26,01	1,78	0,56
12	18,44	14,05	24,61	3,589	1,13

Количество основных клеток адаксиального эпидермиса $567,19 \pm 14,63$ на 1 мм^2 , эпидермис характеризуется как крупноклеточный. Основные клетки абаксиального эпидермиса очень крупные, их количество — $392,89 \pm 11,43$ клеток на 1 мм^2 . Абаксиальный эпидермис характеризуется средним числом устьиц ($184,46 \pm 11,01$ на 1 мм^2), устьичный индекс 2,12.

Листовая пластинка на поперечном срезе средней толщины ($243,99 \pm 3,73$ мкм). Эпидермальная ткань однослойная, общая ее толщина $44,22 \pm 0,43$ мкм, что составляет 18 % от толщины листа. И адаксиальный, и абаксиальный эпидермисы имеют примерно равную толщину, что составляет по 7 % от толщины листовой пластинки. Клеточные стенки и адаксиального, и абаксиального эпидермиса умеренной толщины.

Мезофилл дорзовентральный, его толщина $129,48 \pm 1,16$ мкм, коэффициент палисадности 22,2 %, по количеству клеточных слоев (4–6) относится к умеренно слоистому. Адаксиальная палисадная паренхима двухслойная, клетки ее округлые (коэффициент удлиняемости равен 1,27). Губчатая ткань представлена тремя — четырьмя слоями довольно крупных округлых клеток.

Корреляционный анализ количественных анатомических признаков

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 10.0».

Корреляционные плеяды анатомических признаков листовой пластинки исследуемых растений строили на основании корреляционной матрицы по методу «максимального корреляционного пути».

Парные корреляции анатомических признаков листьев растений *Magnolia denudata* представлены в табл. 4, где признаки 1–12 такие же, как в табл. 1.

Корреляционный анализ анатомических признаков *Magnolia denudata* показал (см. табл. 4), что при $p < 0,05$ и $n = 50$ достоверны $|r| = 0,20$. Полученные нами статистически достоверные коэффициенты разделяются на группы: высокое значение, среднее и низкое. Высокая корреляционная связь наблюдается только между парами: количество клеток нижнего эпидермиса — толщина внешних периклиальных стенок клеток нижнего эпидермиса и толщина мезофилла, высота клеток нижнего эпидермиса — высота клеток верхнего эпидермиса. Интересно, что толщина мезофилла достоверно связана с другими признаками: количество клеток нижнего эпидермиса ($r = 0,74$) и высота клеток нижнего эпидермиса ($r = 0,54$). Таким образом, признаки нижнего эпидермиса имеют сильную связь между собой и толщиной мезофилла.

Таблица 4

Признаки	1	2	3	4	5	6
1	1,00					
2	0,08	1,00				
3	-0,16	-0,04	1,00			
4	0,55	0,45	0,29	1,00		
5	0,32	0,46	0,32	0,22	1,00	
6	-0,11	0,43	-0,29	0,21	-0,33	1,00
7	0,14	-0,37	-0,07	0,08	-0,48	0,15
8	0,23	0,54	0,40	0,34	0,89	-0,14
9	-0,31	0,74	0,06	0,04	0,52	0,31
10	0,21	-0,22	0,20	-0,16	0,21	-0,40
11	-0,40	-0,01	0,53	0,16	-0,34	0,27
12	0,16	-0,28	0,71	0,15	0,18	-0,63

Признаки	7	8	9	10	11	12
1						
2						
3						
4						
5						
6						
7	1,00					
8	-0,17	1,00				
9	-0,62	0,53	1,00			
10	-0,55	-0,18	-0,18	1,00		
11	-0,06	-0,28	0,12	0,08	1,00	
12	-0,18	0,02	-0,33	0,67	0,37	1,00

На рис. 1 представлена корреляционная плеяда анатомических признаков листовой пластинки *Magnolia denudata*, где 1 — толщина листовой пластинки, 2 — толщина мезофилла, 3 — количество клеток верхнего эпидермиса, 4 — высота клеток верхнего эпидермиса, 5 — толщина внешней стенки клеток верхнего эпидермиса, 6 — количество устьиц нижнего эпидермиса, 7 — количество клеток

нижнего эпидермиса; 8 — толщина внешней стенки клеток нижнего эпидермиса, 9 — высота клеток нижнего эпидермиса, 10 — высота клеток палисадной ткани, 11 — толщина палисадной паренхимы.

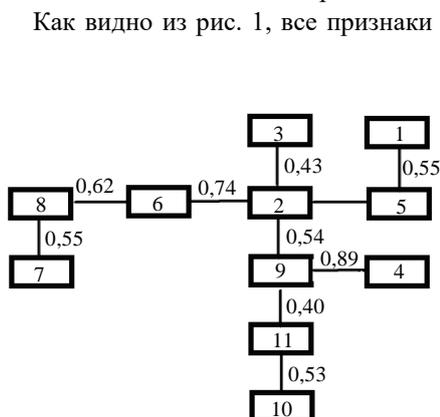


Рис. 1

Основным признаком второй плеяды является количество устьиц нижнего эпидермиса (6), вокруг которого сосредоточены следующие признаки: толщина мезофилла (2) и толщина внешней стенки клеток нижнего эпидермиса (8). Высокая корреляционная связь $|r| = 0,74$ наблюдается между парами: количество устьиц нижнего эпидермиса (6) — толщина мезофилла (2).

Таким образом, у *Magnolia denudata* в обеих плеядах центральными признаками, объединяющими вокруг себя другие признаки, оказались признаки нижнего эпидермиса.

Парные корреляции анатомических признаков листьев растений *Magnolia kobus* представлены в табл. 5, где признаки 1–9 такие же, как в табл. 2.

Таблица 5

Признаки	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	1,00								
2	0,01	1,00							
3	0,08	0,64	1,00						
4	0,11	0,50	0,26	1,00					
5	-0,20	-0,09	-0,15	-0,17	1,00				
6	0,13	0,00	-0,23	0,13	0,44	1,00			
7	0,43	0,23	0,25	0,70	-0,10	0,50	1,00		
8	-0,42	-0,52	-0,68	0,00	-0,30	-0,11	-0,23	1,00	
9	-0,45	-0,13	-0,25	0,20	0,39	0,22	0,18	0,26	1,00

Корреляционный анализ анатомических признаков листьев *M. kobus* показал (табл. 5), что при $p < 0,05$ и $n = 50$ достоверны $|r| = 0,30$. Высокая корреляционная связь наблюдается только между парами: количество клеток нижнего эпидермиса — толщина внешней периклиальной стенки клеток верхнего эпидермиса $|r| = 0,68$, высота клеток нижнего эпидермиса — высота клеток верхнего эпидермиса $|r| = 0,70$. Наряду с закономерными корреляциями (толщина внешней периклиальной стенки клеток нижнего эпидермиса — высота клеток нижнего эпидермиса) наблюдаются интересные корреляции. По результатам корреляционного анализа толщина листа у растений данного вида значительно связана с количеством клеток нижнего эпидермиса ($r = 0,43$), количеством устьиц ниж-

него эпидермиса ($r = 0,42$) и высотой клеток нижнего эпидермиса ($r = 0,42$). Итак, количественные признаки нижнего эпидермиса имеют сильную связь между собой и толщиной листовой пластинки.

На рис. 2 представлена корреляционная плеяда анатомических признаков листовой пластинки *Magnolia kobus*, где 1 — толщина листовой пластинки, 2 — толщина мезофилла, 3 — количество клеток верхнего эпидермиса, 4 — высота клеток верхнего эпидермиса, 5 — толщина внешней стенки клеток верхнего эпидермиса, 6 — количество устьиц нижнего эпидермиса, 7 — количество клеток нижнего эпидермиса; 8 — толщина внешней стенки клеток нижнего эпидермиса, 9 — высота клеток нижнего эпидермиса.

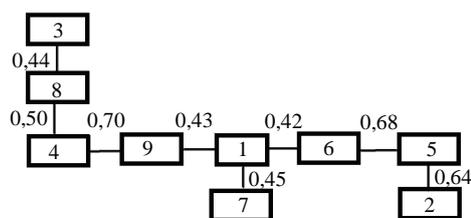


Рис. 2

Как видно из рис. 2, у *M. kobus*, в отличие от предыдущего вида, намечилось две основные триады количественных анатомических признаков. Первая объединяет признаки с сильными корреляциями, и центральное место в ней занимают количество устьиц нижнего эпидермиса (6) и толщина внешней стенки клеток верхнего эпидермиса (5), вокруг которых объединяется признак толщина мезофилла (2). Вторая — объединила следующие признаки: количество клеток верхнего эпидермиса (3), высота клеток верхнего эпидермиса (4), толщина внешней стенки клеток нижнего эпидермиса (8), высота клеток нижнего эпидермиса (9), которые имеют средние (0,44; 0,50) или высокие (0,70) корреляционные связи.

Парные корреляции анатомических признаков листьев растений *Magnolia obovata* представлены в табл. 6, где признаки 1–12 такие же, как в табл. 3.

Корреляционный анализ анатомических признаков листьев *Magnolia obovata* показал (см. табл. 6), что при $p < 0,05$ и $n = 50$ достоверны $|r| = 0,30$. Наряду с закономерными корреляциями (количество клеток нижнего эпидермисов и количество устьиц нижнего эпидермиса) наблюдаются корреляции, которые являются достаточно интересными. Высокая корреляционная связь наблюдается между толщиной листовой пластинки и признаками как верхнего, так и нижнего эпидермиса. По результатам корреляционного анализа толщина палисадной ткани обладает сильной обратной корреляционной связью с признаками нижнего эпидермиса (табл. 6).

Таблица 6

Признаки	1	2	3	4	5	6
1	1,00					
2	0,09	1,00				
3	-0,44	0,25	1,00			
4	0,53	-0,39	-0,47	1,00		
5	-0,58	0,20	0,80	-0,47	1,00	
6	-0,72	-0,33	0,30	-0,34	0,45	1,00
7	-0,09	0,49	0,00	0,11	0,19	-0,31
8	0,32	-0,11	-0,12	-0,05	-0,30	-0,08
9	0,44	-0,10	-0,80	0,52	-0,87	-0,26
10	0,52	-0,24	-0,87	0,36	-0,71	-0,50
11	-0,28	0,18	-0,19	-0,22	-0,05	0,42
12	0,07	0,65	0,34	-0,43	0,38	0,16

Признаки	7	8	9	10	11	12
1						
2						
3						
4						
5						
6						
7	1,00					
8	-0,11	1,00				
9	-0,03	0,13	1,00			
10	0,05	0,25	0,68	1,00		
11	-0,09	0,13	0,10	-0,20	1,00	
12	0,12	0,23	-0,17	-0,27	0,21	1,00

На рис. 3 представлена корреляционная плеяда анатомических признаков листовой пластинки *Magnolia obovata*, где 1 — толщина листовой пластинки, 2 —

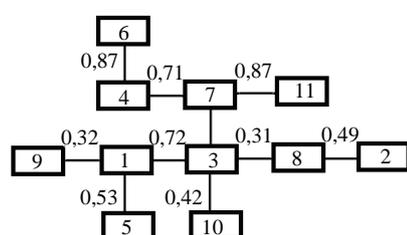


Рис. 3

толщина мезофилла, 3 — количество клеток верхнего эпидермиса, 4 — высота клеток верхнего эпидермиса, 5 — толщина внешней стенки клеток верхнего эпидермиса, 6 — количество устьиц нижнего эпидермиса, 7 — количество клеток нижнего эпидермиса; 8 — толщина внешней стенки клеток нижнего эпидермиса, 9 — высота клеток нижнего эпидермиса, 10 — высота клеток палисадной ткани, 11 — толщина палисадной паренхимы.

Как видно на рис. 3, четко выделяется две плеяды. Первая объединила высоту клеток верхнего эпидермиса (4), количество устьиц (6) и количество клеток нижнего эпидермиса (7), толщину палисадной паренхимы (11). Признаки данной плеяды характеризуются очень сильными корреляциями, практически функциональными. Вторая плеяда объединила следующие признаки: толщина листовой пластинки (1), толщина мезофилла (2), количество клеток верхнего эпидермиса (3), толщина внешней стенки клеток верхнего эпидермиса (5), толщина внешней стенки клеток нижнего эпидермиса (8), высота клеток нижнего эпидермиса (9), высота клеток палисадной ткани (10). Перечисленные признаки характеризуются средними коэффициентами корреляции.

Заключение

В результате исследования количественных анатомических признаков листьев трех листопадных видов *Magnolia*, интродуцированных в Украине, установлено, что на первых этапах онтоморфогенеза количество слоев клеток мезофилла исследованных видов составляет 4–6. При этом мезофилл варьирует от гомогенно-губчатого (*M. kobus*) до дорзовентрального (*M. obovata*, *M. denudata*) типа. Другими словами, *M. kobus* характеризуется менее специализированным типом мезофилла.

Установлено, что наименее вариабельным анатомическим признаком листа исследованных видов является их толщина ($CV = 2\%$). Другие анатомические признаки характеризуются средними значениями коэффициентов вариации (15–31%).

На основании результатов корреляционного анализа определены группы признаков, которые в силу генетических, физиологических и биохимических причин обнаруживают взаимосвязанное проявление в онтогенезе. Так, у *M. denudata* все

признаки распределились на две плеяды; в обеих центральными признаками, объединяющими вокруг себя другие признаки, оказались признаки нижнего эпидермиса, которые имеют сильную связь между собой и толщиной мезофилла.

У *M. kobus*, в отличие от *M. denudata*, наметилось две основные триады количественных анатомических признаков. Первая объединяет признаки с сильными корреляциями, центральное место в которой занимают количество устьиц нижнего эпидермиса и толщина внешней стенки клеток верхнего эпидермиса, вокруг которых объединяется признак — толщина мезофилла. Вторая объединила признаки со средними корреляциями, центральное место в которой занимает толщина внешней стенки клеток нижнего эпидермиса и высота клеток нижнего эпидермиса, вокруг которых объединяются количество клеток верхнего эпидермиса и высота клеток верхнего эпидермиса. Итак, количественные признаки нижнего эпидермиса имеют сильную связь между собой и толщиной листовой пластинки.

У *M. obovata* все признаки распределились на две плеяды. Признаки первой плеяды (высота клеток верхнего эпидермиса, количество устьиц, количество клеток нижнего эпидермиса, толщина палисадной паренхимы) характеризуются очень сильными корреляциями, практически функциональными. Вторая плеяда объединила следующие признаки: толщина листовой пластинки (1), толщина мезофилла (2), количество клеток верхнего эпидермиса (3), толщина внешней стенки клеток верхнего эпидермиса (5), толщина внешней стенки клеток нижнего эпидермиса (8), высота клеток нижнего эпидермиса (9), высота клеток палисадной ткани (10). По результатам корреляционного анализа толщина палисадной ткани обладает сильной обратной корреляционной связью с признаками нижнего эпидермиса. Заметим, что значительное количество анатомических признаков имеют высокие коэффициенты корреляции.

Таким образом, у растений *M. kobus* и *M. denudata* наблюдается большая согласованность между признаками эпидермальной ткани.

Согласно исследованиям [17], у растений, произрастающих в более засушливых условиях, произрастание возрастает количество связей анатомо-морфологических параметров листьев различных формаций и их сила, что является одной из адаптивных реакций растений на экстремальные условия существования. Более высокий уровень корреляции признаков обнаружен у инвазионных видов растений по сравнению с аборигенными [18]. Это подтверждают и наши данные. Из трех исследованных видов рода *Magnolia* на первых этапах онтоморфогенеза только у *M. obovata* подавляющее большинство исследованных анатомических признаков характеризуется высокими коэффициентами корреляции.

На наш взгляд, вступает в силу корреляционный отбор, который может вызывать общую изменчивость двух или более признаков, благодаря чему растение способно адаптироваться к различным условиям существования.

По нашему мнению, на первых этапах онтоморфогенеза исследуемые виды страдают 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, которая полностью отсутствует у *M. kobus*. Водный стресс, как известно, влияет на развитие водозапасающей бесхлорофилльной паренхимы, а температура — на размеры клеток тканей. В подтверждение того, что ювенильные растения не страдают от недостатка влаги и чрезмерных температур, свидетельствуют такие анатомические признаки: средний размер клеток эпидермиса, тонкая листовая пластинка, отсутствие бесхлорофилльной паренхимы.

В практическом отношении результаты наших исследований могут использоваться при оценке диапазона толерантности и степени ксероморфности видов, также прогнозирования их поведения для более широкого внедрения в озеленения урболандшафтов как перспективных климатоформирующих растений.

*О.А. Футорна, В.А. Баданіна, М.М. Гайдаржи, А.В. Голубенко,
Н.Ю. Таран*

МІНЛИВІСТЬ АНАТОМІЧНИХ ОЗНАК ЛИСТКОВОЇ ПЛАСТИНКИ У ВИДІВ РОДУ *MAGNOLIA* L. НА ПЕРШИХ ЕТАПАХ ОНТОМОРФОГЕНЕЗУ

Досліджено кількісні анатомічні ознаки листків трьох листопадних магнолій, що зростають на території Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка: *Magnolia kobus* Sarg., *Magnolia obovata* Thunb., *Magnolia denudata* Desr. Встановлено, що на перших етапах онтоморфогенезу *M. kobus* характеризується менш спеціалізованим типом мезофілу (гомогенно-губчатим), на відміну від *M. obovata* та *M. denudata*, для яких характерний дорзовентральний тип. Кількість шарів клітин мезофілу досліджених видів складає 4–6. Найменш варіабельною анатомічною ознакою листка у досліджених видів є їх товщина ($CV = 2\%$). Інші анатомічні ознаки характеризуються середніми значеннями коефіцієнтів варіації (15–31%). На основі кореляційної матриці за методом «максимального кореляційного шляху» побудовано кореляційні плеяди анатомічних ознак листкової пластинки досліджуваних рослин. Використовуючи результати кореляційного аналізу, визначено групи ознак, які в силу генетичних, фізіологічних та біохімічних причин виявляють взаємопов'язаний прояв в онтогенезі. З трьох досліджуваних видів роду *Magnolia* на перших етапах онтоморфогенезу лише у *M. obovata* переважна більшість анатомічних ознак характеризується високими коефіцієнтами кореляції. У рослин *M. kobus* і *M. denudata* спостерігається більша узгодженість між ознаками епідермальної тканини. На нашу думку, на перших етапах онтоморфогенезу досліджувані види потерпають від нестачі вологи та високих температур.

Ключові слова: *Magnolia* L., анатомічна будова листка, онтоморфогенез, адаптація.

*O.A. Futorna, V.A. Badanina, M.N. Gaidarzhly, A.V. Golubenko,
N.Yu. Taran*

VARIABILITY OF ANATOMICAL FEATURES OF LEAF BLADE IN SPECIES OF THE GENUS *MAGNOLIA* L. ON THE FIRST ONTOMORPHOGENESIS STAGES

The quantitative anatomical features of leaves of three species of the *Magnolia* genus were studied. Species of the genus (*Magnolia kobus* Sarg., *Magnolia obovata* Thunb., *Magnolia denudata* Desr.) growing on the territory of the Acad. O.V. Fomin Botanical Garden of Kyiv Taras Shevchenko National University. It was found out that at the first stages of ontomorphogenesis *M. kobus* is characterized by a less specialized type of mesophyll (homogeneous spongy type), in contrast to *M. obovata* and *M. denudata*, which are characterized by the dorsoventral type. The number of mesophyll cell layers in the studied species is 4–6. The least variable anatomical feature of the leaf in the studied species is their thickness ($CV = 2\%$). Other anatomical features are characterized by average values of the variation coefficients (15–31%). Based on the correlation matrix correlation pleiades of leaf blade anatomical features of studied plants have been created by the method of «maximum correlation path». Using the results of correlation analysis, we determined groups of characters that exhibit an in-

terconnected manifestation in ontogenesis due to genetic, physiological and biochemical reasons. Of the three studied species of Magnolia genus only in *M. obovata*, the vast majority of the studied anatomical characters are characterized by high correlation coefficients, on the first stages of ontomorphogenesis. In plants *M. kobus* and *M. denudata*, there is a stronger consistency between the traits of epidermal tissue. We assume that studied species suffer from a lack of moisture and high temperatures on the first stages of ontomorphogenesis.

Keywords: Magnolia L., leaf anatomical structure, ontomorphogenesis, adaptation.

1. Байдюк О.В., Щурик Р.С. *Матеріали міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 20-річчю природного заповідника «Медобори»* (смт Гримайлів, 2010 р.). Гримайлів, 2010. С. 220–221.
2. Петухова И. П. Магнолии в условиях юга российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2003. 103 с.
3. Коршук Т. П. Магнолії. К.: Квіти України. 1999. С. 64.
4. Коршук Т.П., Палагеча Р.М. Магнолії (*Magnolia* L.). К.: Видавничо-поліграфічний центр „Київський університет”, 2007. 207 с.
5. Минченко Н.Ф. Род Магнолия. Деревья и кустарники декоративных городских насаждений Полесья и Лесостепи УССР. К.: Наук. думка, 1980. С. 94–95.
6. Минченко Н.Ф., Коршук Т. П. Магнолии на Украине. К.: Наук. думка, 1987. 184 с.
7. Палагеча Р.М. Интродукція, розмноження, акліматизація та впровадження магнолій в озеленення. *Бюллетень Никитського ботаничного саду*. 2011. Вып. 102. С. 80–86.
8. Palahecha R.M. Introduktsiya pivnichno-amerykanskyykh vydiv lystopadnykh mahnoliy u Botanichnomu sadu Kyuyivskoho universytetu ta vykorystannya yikh u landshaftnomu mystetstvi. *Visnyk KNU imeni Tarasa Shevchenka*. 2012. 30. С. 34–37. Ukrainian.
9. Prospects of Using Unmanned Aerial Vehicle for Assessing Climate-Making Properties of Park Tree Species Using Kiev A.V. Fomin Botanical Garden as an Example. Taras Kazantsev, Oksana Futorna, Vladislava A. Badanina, Nataliya B. Svetlova, N.Yu. Taran. *Journal of Automation and Information Sciences*. 2018. **50**, N 4. С. 64–74. DOI: 10.1615/JAutomatInfScien.v50.i4.60
10. Estimation of the Prospects of Using Model Species of Wood Plants for the Overcoming the «City Heat Island» by Parameters of the Functional State of Photosynthetic Apparatus. Nataliya B. Svetlova, Vladimir A. Storozhenko, Oksana Futorna, Vladislava A. Badanina, Oxana V. Tischenko, Igor G. Olshanskyi, N. Yu. Taran. *Journal of Automation and Information Sciences*. 2018. **50**, N 12. С. 51–61. DOI: 10.1615/JAutomatInfScien.v50.i12.40
11. Демченко М.К., Баданіна В.А., Футорна О.А., Палагеча Р., Таран Н.Ю. Декоративні якості інтродукованих у ботанічному саду ім. О.В. Фоміна представників родини Magnoliaceae Juss. *Вісник КНУ ім. Тараса Шевченка*. Серія: Біологія. 2019. 1(77). С. 6–10.
12. Бутник А.А. Морфологические показатели адаптации растений к аридным условиям. *Цитология*. 1991. 33. № 5. С. 91–92.
13. Бутник А. А. Об адаптивных признаках листьев маревах. *Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана*. Ташкент: Фан., 1977. С. 4–16.
14. А.П. Ільїнська, О. А. Футорна, І. І. Дяченко, Н. С. Федорончук. Виготовлення препаратів вегетативних рослин на мікромомі-кріостаті. *Укр. ботан. журн*. 2001. 58. № 2. С. 256–260.
15. Васильев Б.Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л.: ЛГУ, 1988. 208 с.
16. Захаревич С.Ф. К методике описания эпидермиса листа. *Вестн. Ленинград. ун-та*. 1954. **4**. С. 65–75.
17. Krokmal I.I. Ecology and noospherology. 2015. **26**, N 1–2. P. 54-65. DOI: 10.15421/031506.
18. Osunkoya, O. O., Bayliss, D., Panetta, F. D. et al., Leaf trait co-ordination in relation to construction cost, carbon gain and resource efficiency in exotic invasive and native woody vine species. *Annals of Botany*. 2010. 106. P. 371–380.

Получено 16.02.2020