

АДАПТИВНАЯ ФУНКЦИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ЖИЛКОВАНИИ ЛИСТОВЫХ ПЛАСТИНОК

И. И. Стрельников, А. З. Глухов

Государственное учреждение «Донецкий ботанический сад»

Поступила в редакцию 26.05.2016 г.

Аннотация. Исследована детерминация адаптивной способности 14 видов рода *Ficus* L. аллометрическими характеристиками и показателями пластичности васкулярной системы листа. Установлены параметры удельной длины, количества свободных окончаний, количество ветвлений жилок и количества ареол. Найдены отношения между показателями в группах растений с разной приспособляемостью. Выявлено, что пластичность признаков жилкования не объясняет наблюдаемую адаптивную способность. С увеличением приспособленности видов наблюдается сдвиг в аллометрических характеристиках архитектуры проводящих тканей. Наиболее приспособленные виды проявляют тенденцию к формированию большего числа ветвлений на единицу длины жилок. В то же время количество ареол возрастает быстрее с увеличением числа узлов сети на единицу плотности жилкования. Сделан вывод о связи приспособляемости растений с оптимизацией количества циклических структур в архитектуре жилкования.

Ключевые слова: аллометрия, адаптации, акклиматизация, фенотипическая пластичность.

Abstract. the determination of 14 *Ficus* L. species adaptability allometric characteristics and plasticity of the lamina vascular system was investigated. Parameters of veins specific length, the number of free endings, the number of branchings and number of areolae were estimated. Relations of parameters in groups of plants with distinct adaptabilities were found. It was revealed, that plasticity of venation characteristics does not explain observed adaptive ability. With increasing of species adaptability, the shift in allometric characteristics of conductive tissue is observed. The most adapted species tend to form a larger number of branches per unit of the veins' length. At the same time, the number of areoles increases more rapidly with augmentation of nodes number per unit of venation density. The conclusion about a connection between the plant's adaptability and the optimization of cyclic structures in venation architecture was made.

Keywords: allometry, adaptations, acclimatization, phenotypic plasticity.

Проводящие ткани растений, ксилема и флоэма, начали развиваться в Силурийском периоде около 430 миллионов лет назад. Эволюция васкулярных систем решила проблему транспорта влаги и питательных веществ на большие расстояния и позволила ранним сосудистым растениям колонизировать сушу [1]. Эффективность доставки влаги ограничена гидравлическим сопротивлением сосудов [2]. Доля сопротивления, приходящаяся на листья, составляет не менее 35% от общего, что объясняет значительное влияние особенностей жилкования листа на потенциальную продуктивность растения [3]. Количество и характер распределения проводящих тканей отражает функциональную специализацию вида.

Общее гидравлическое сопротивление листовой пластинки, которое определяется этими параметрами, является отображением потенциальной транспирации, возможной в настоящих условиях [4, 5]. Обычно теневые листья по сравнению со световыми имеют меньшую гидравлическую проводимость [3, 6]. Такой эффект может обеспечиваться разными механизмами: изменение архитектуры васкулярной системы, уменьшение и истончение проводящих каналов в жилках, изменение сопротивления при переходе влаги в системе ксилема – мезофилл [7]. Через пластичность признаков жилкования реализуется специализация на уровне ниже особи. Этим достигается оптимальное соответствие функций условиям среды [8]. Исследование изменчивости позволяет лучше понять пути и стратегии приспособляе-

мости растений и, в частности, акклиматизации к несвойственным условиям обитания.

Учитывая вышесказанное, были выделены две основные гипотезы исследования:

h1 – приспособленность видов может быть объяснена через амплитуду различий в параметрах жилкования теневых и световых листьев.

h2 – приспособленность видов может реализовываться через различия в аллометрических закономерностях в архитектуре жилкования листовых пластинок.

МЕТОДИКА ЭКСПЕРИМЕНТА

В качестве объектов выбраны 14 видов из рода *Ficus* L.: *F. benjamina* L., *F. binnendijkii* Miq., *F. craterostoma* Warb. ex Mildbr., *F. cyathistipula* Warb., *F. elastica* Roxb. ex Hornem., *F. lyrata* Warb., *F. macrophylla* Roxb., *F. natalensis* subsp. *leprieurii* (Miq.) C.C.Berg, *F. pumila* L., *F. religiosa* L., *F. sycomorus* L., *F. thonningii* Blume, *F. vallis-choudae* Delile, *F. watkinsiana* F.M.Bailey. Данный род имеет широкое географическое распространение. Виды, не смотря на генетическое родство, обладают значительным разнообразием. Представители рода, часто характеризуются высокой экологической пластичностью [9, 10, 11]. В выборке представлены виды с разной успешностью акклиматизации в условиях оранжерейного комплекса. Названные характеристики позволяют организовать опыты для проверки поставленных гипотез. Растительный материал собирали в оранжерейном комплексе Донецкого ботанического сада (48.009° с.ш., 37.878° з.д.).

Особенности расположения проводящих элементов в листовых пластинках определяли методами анализа просветленного материала [12]. С освещенных и затененных участков крон отбирали по 5 листьев для каждого изучаемого вида. Из центральной части листовой пластинки между центральной жилкой и краем листа вырезали квадраты со стороной в 1 см. Полученный материал выдерживали в течение суток в фиксаторе FAA. Далее удаляли из секций пигменты путем вываривания в 98% перекиси водорода. Плотные листья дополнительно выдерживали в подогретом 10% растворе КОН. Окрашивали материал 4% раствором сафранина О в дистиллированной воде по регрессивному типу в течение суток. Отмывание красителя проводили смесью 96% спирта и ледяной уксусной кислоты в соотношении 95:5 по объему. В качестве просветляющего агента использовали раствор хлоральгидрата в молочной

кислоте, в соотношении 1:1 по массе [13]. Материал выдерживали в просветляющем растворе не менее недели.

Из полученных просветленных секций изготавливали временные микроскопические препараты. Для изучения особенностей жилкования с каждой секции получали по 2 микрофотографии при малом увеличении на просвет. Разрешение цифровых изображений составляло 3648 на 2736 пикселей, что соответствует 3.9 на 2.9 мм. Дальнейшую обработку проводили с использованием пакета FIJI [14] и языка программирования Python [15]. На этапе предварительной обработки изображений проводили увеличение локального контраста (Enhance local contrast) с размером маски 300 пикселей и максимальной величиной скоса функции 1.5. После, применяли полосной Фурье фильтр с полосой от 5 до 40 пикселей отдельно для красного, синего и зеленого каналов. Переводили изображение в 8-битный формат градации серого цвета и применяли медианный фильтр с радиальной маской в 15 пикселей. Путем визуального подбора порога яркости получали бинарные маски, изображений, на которых пикселы со значением 255 соответствовали элементам проводящей системы листа, а со значением 0 – ареолам. На этом этапе оценивали количество ареол на единицу поверхности листовой пластинки, при этом учитывали только те из них, которые полностью попадают в изображение. Для анализа особенностей проводящих путей применяли процедуру скелетизации (skeletonize). В результате сокращали до 1 пикселя ширину участков, соответствующих на изображениях жилкам. По доле таких пикселей в целом изображении определяли длину проводящих пучков на единицу площади листовой пластинки. Методом анализа остова (analyze skeleton), в полуавтоматическом режиме, подсчитывали среднее количество свободных окончаний жилок приходящихся на один ареол. Окончания жилок, выходящих за край микрофотографии, не учитывали, для этого на результирующем изображении удаляли полосы шириной в 40 пикселей с каждого края. Также определяли удельное количество анастомозов проводящей системы в единице площади. Анастомозом считали крестообразное пересечение проводящих пучков на изображении, то есть любой пиксел имеющий 3 и более соседних с ним пиксела того же типа.

Для определения состояния растений в условиях оранжерейного использовали метод интегрально балльной оценки успешности акклима-

тизации [16]. Оценка проводится по результатам многолетних наблюдений, с учетом таких параметров, как: годовой прирост, плодоношение, цикличность наступления фенологических фаз, способность к самостоятельному размножению. На основе проявления указанных качеств растению назначается сводная оценка, находящаяся в пределах от 0 до 5 баллов. Далее, значения интегрально балльной оценки успешности акклиматизации будут использованы, как относительные показатели приспособленности видов.

Статистический анализ данных производили с использованием языка программирования R [17]

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изучены особенности жилкования 14 видов рода *Ficus*. Устанавливали следующие показатели: число ареол на единицу площади, удельная длина жилок, плотность ветвления, плотность свободных окончаний.

При обработке изображений определили, что характер жилкования сильно варьирует между видами. Визуально наиболее различающимися характеристиками являются форма ареол и количество слепых окончаний жилок. Для видов *F. macrophylla*, *F. rubiginosa* и *F. watkinsiana*, представляющих подрод *Urostigma* (флора Австралии) и *F. pumila* из подрода *Synoesia* (юго-восточная Азия) характерны упорядоченные мелкие ареолы четырехугольной формы – рисунок 1.

Количество свободных окончаний, приходящихся на одну ареолу, у названных видов невелико и составляет (среднее \pm стандартная ошибка) 0.11 ± 0.02 , 0.41 ± 0.04 , 0.3 ± 0.07 и 0.56 ± 0.04 , соответственно. Жилки, входящие в ареолы, чаще простые, реже ветвятся один раз. Следует отме-

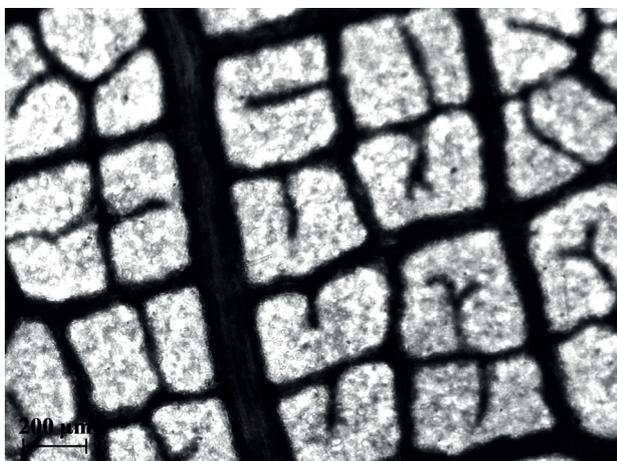


Рис. 1. Просветленный микропрепарат теневого листа *F. watkinsiana* в проходящем свете.

тить, что эти виды имеют листья гетеробарического типа. Виды *F. craterostoma*, *F. natalensis*, *F. lyrata* и *F. thonningii* демонстрируют существенно отличающийся характер жилкования. Для примера, на рисунке 2 представлена микрофотография препарата листа *F. thonningii*.

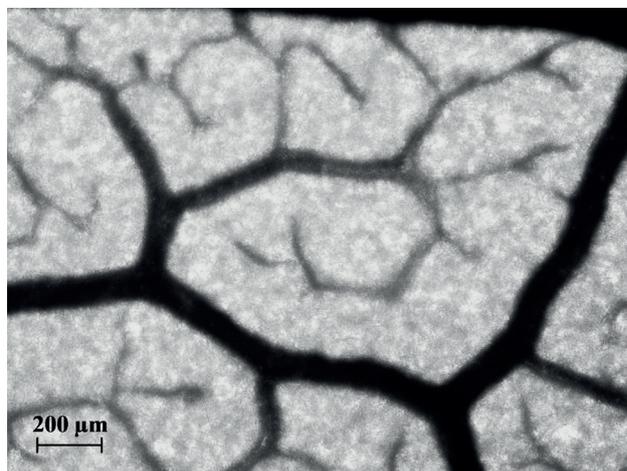


Рис. 2. Просветленный микропрепарат теневого листа *F. thonningii* в проходящем свете.

У листьев этого типа формируются крупные ареолы неправильной формы, в которые могут заходить сразу несколько жилок. Свободных окончаний на одну ареолу относительно много: 2.1 ± 0.13 , 1.4 ± 0.12 , 1.4 ± 0.06 , 1.7 ± 0.12 у *F. craterostoma*, *F. natalensis*, *F. lyrata* и *F. thonningii*, соответственно. Эти виды представляют африканскую флору и имеют листья гомобарического типа. В отличие от предыдущей группы, форма жилок извилистая, что увеличивает их удельную длину и, как следствие, площадь взаимодействия с окружающей тканью. Свободно оканчивающиеся пучки могут завершаться склеренхимными клетками. Следует отметить низкое накопление красителя в жилках высокого порядка, что свидетельствует о малом содержании целлюлозы в их тканях. Видимо, у видов с таким типом жилкования, иначе реализуются арматурные функции васкулярной системы, а пластические вещества преимущественно инвестируются в формирование фотосинтезирующей и защитной тканей.

Остальные изученные виды занимают промежуточное положение между описанными группами. Исключение составляют *F. sycomorus* и *F. vallis-choudae*. У этих видов жилки формируют большое количество ареол (больше 1000 на cm^2). При этом сохраняется относительно большое количество свободных окончаний – 0.58 ± 0.05 и 0.60 ± 0.03 , на одну ареолу, соответственно. Согласно

[18] оба вида произрастают предпочтительно на открытых территориях, часто как отдельно стоящие деревья, и распространяются на относительно засушливые территории, вплоть до Аравийского полуострова. Это свидетельствует о ксероморфности листовых пластинок, что объясняет характерную высокую плотность расположения проводящих элементов.

Обнаруженное деление на группы по визуальным характеристикам жилкования не находит отражения в приспособленности видов. Например, первая обозначенная группа включает, как успешно акклиматизирующиеся *F. pumila* и *F. rubiginosa*, так и виды с низким потенциалом: *F. macrophylla* и *F. watkinsiana*. Аналогично, в одну группу попадают виды с относительно узкими ареалами, как у *F. lyrata*, и широко ареальные *F. natalensis* и *F. thonningii*.

Количественные показатели всех параметров находятся в корреляционных зависимостях между собой – рисунок 3.

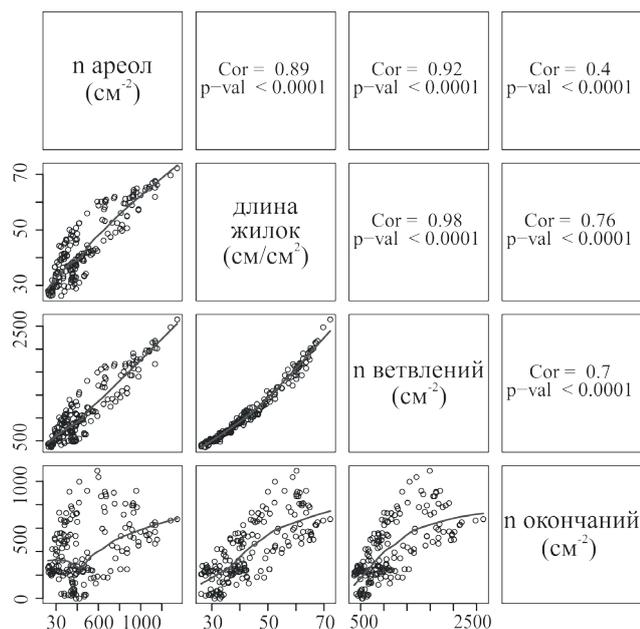


Рис. 3. коррелогограмма параметров жилкования листьев 14 видов рода *Ficus* L. Примечание: n – количество, Cor – значение корреляции Пирсона, p-val – p-значение теста, линиями отображено сглаживание методом локальной полиномиальной регрессии.

Наиболее значительно зависимость проявляется для показателей количество ветвлений и длина жилок. Это может свидетельствовать о присутствии в пределах рода строгой аллометрической закономерности, которая ограничивает пределы прорастания жилки, следующим ветвлением.

Важно отметить, что ни одна из рассматриваемых зависимостей не является линейной. Наиболее выраженное отклонение характерно для количества ареол на единицу площади. Графическое отображение этого параметра относительно трех других выглядит неоднородным. Это дает повод считать, что у разных видов количество ареол соотносится с другими признаками по слегка отличающимся законам – от почти линейного, до нелинейного. Графики зависимостей между удельным количеством свободных окончаний жилок с остальными параметрами свидетельствуют об увеличении вариации признака с приростом значений ковариант.

Для выбранных видов установлены следующие значения интегральной оценки успешности акклиматизации: *F. benjamina* – 4.0, *F. binnendijkii* – 3.2, *F. craterostoma* – 2.7., *F. cyathistipula* – 3.0, *F. elastica* – 3.6, *F. lyrata* – 2.9, *F. macrophylla* – 3.5, *F. natalensis* – 3.3, *F. pumila* – 3.2, *F. religiosa* 2.9, *F. sycomorus* – 2.9, *F. thonningii* – 2.9, *F. vallis-chou-dae* – 3.1, *F. watkinsiana* – 3.0. Далее, для сокращения, будут использоваться начальные буквы видового эпитета каждого вида: Benj, Bin, Crat, Cyu, Elas, Lyr, Mac, Nat, Pum, Rel, Syc, Thon, Val, Wat, соответственно выше приведённой последовательности видов.

На первом этапе тестировали гипотезы о присутствии различий между средними значениями каждого из параметров жилкования у теневых и световых листьев всех видов. Использовали бутстрап анализ. Результат показал относительно низкую встречаемость пластических ответов среди рассмотренных видов. Отношения средних значений по всем параметрам приведены в таблице 1.

Три вида из 14 видов не проявляют значимой изменчивости признаков вариации, что сильно затрудняет последующий анализ. Применение теста Мантеля для выявления связи между матрицами расстояний по особенностям изменчивости и приспособленностью видов не показало значимых результатов ($p > 0.05$) [19].

Поиск значимых зависимостей отдельных параметров изменчивости с приспособленностью на основании регрессионных моделей также не дал результатов. Можно заключить, что с высокой вероятностью амплитуда пластичности ни одной из изученных характеристик жилкования не детерминирует адаптационную способность по линейным законам.

Для дальнейшего анализа разделили изученные виды на три класса согласно их приспособ-

Таблица 1.

Отношение параметров жилкования теневых листьев к световым (отношение \pm доверительный интервал).

Вид	количество ареол	длина жилок	количество ветвлений	количество свободных окончаний
Benj	0.57 \pm 0.106	0.83 \pm 0.050	0.65 \pm 0.097	0.88 \pm 0.078
Bin	0.74 \pm 0.192	0.91 \pm 0.072	0.84 \pm 0.157	1.01 \pm 0.158
Crat	0.86 \pm 0.146	0.98 \pm 0.055	0.95 \pm 0.114	1.13 \pm 0.134
Cya	0.96 \pm 0.104	1.06 \pm 0.065	1.10 \pm 0.127	1.77 \pm 0.264
Elas	0.70 \pm 0.129	0.93 \pm 0.069	0.96 \pm 0.128	1.58 \pm 0.288
Lyr	0.84 \pm 0.147	0.88 \pm 0.059	0.78 \pm 0.133	0.79 \pm 0.123
Mac	1.04 \pm 0.131	1.00 \pm 0.054	1.03 \pm 0.137	0.91 \pm 0.904
Nat	0.67 \pm 0.089	0.91 \pm 0.050	0.75 \pm 0.077	0.98 \pm 0.162
Pum	0.81 \pm 0.146	0.85 \pm 0.089	0.71 \pm 0.148	0.47 \pm 0.082
Rub	0.78 \pm 0.105	0.78 \pm 0.046	0.60 \pm 0.078	0.15 \pm 0.029
Syc	0.86 \pm 0.105	0.92 \pm 0.094	0.83 \pm 0.141	0.81 \pm 0.301
Thon	0.97 \pm 0.240	0.99 \pm 0.069	0.95 \pm 0.109	1.01 \pm 0.103
Val	1.22 \pm 0.161	1.10 \pm 0.061	1.22 \pm 0.133	1.16 \pm 0.094
Wat	0.77 \pm 0.078	0.94 \pm 0.044	0.84 \pm 0.076	1.33 \pm 0.245

бленности, тем самым, привели этот показатель к виду категориальной переменной. Разбиение на классы осуществили с помощью кластерного анализа. Результат приведен на рисунке 4. Присутствие статистически значимых кластеров подтверждено интервальным индексом Тибширани [20].

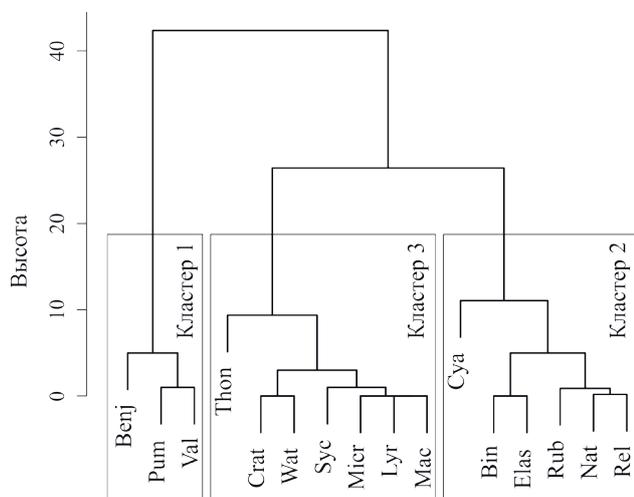


Рис. 4. Дендрограмма кластерного анализа исследованных видов по показателю успешности акклиматизации.

На следующем этапе провели поиск различий между теневыми и световыми листьями методами дисперсионного анализа. В качестве зависимой переменной выступали количественные значения параметров жилкования. Независимые переменные сформированы взаимодействием категориальных величин класса приспособленности и типа освещенности. Тестируемая нулевая гипотеза, с учетом апостериорного теста Тьюки – отсутствие

различий между групповыми средними теневых и световых листьев в каждом из классов приспособленности. С учетом почти идеального выполнения условий дисперсионного анализа (принадлежность к нормальному закону распределения в группах, равная вариация, случайный характер остатков), значимых отличий между группами не обнаружено ($p > 0.05$). Простая визуальная оценка результатов апостериорного анализа не позволяет говорить даже о присутствии тенденций к различиям. Во всех случаях разница между групповыми средними существенно ближе к нулевому значению, чем величина соответствующих доверительных интервалов. Видимо, пластичность признаков жилкования в ответ на разные уровни освещенности не детерминирует принадлежность к тому или иному классу приспособленности.

Определенный интерес может представлять изменчивость в пределах разных классов приспособленности, сама по себе, без учета фактора освещенности. Как было указано выше, соотношения разных параметров жилкования между собой содержат характерные отклонения от линейности. В большинстве случаев такие паттерны рассматриваются как неблагоприятный шум в данных. Между тем, они могут содержать дополнительную информацию о биологических процессах, контролируемых изучаемые параметры [21].

Распределение слепых окончаний проводящих пучков обычно связывают с формированием оптимальной площади контакта, между сосудами и мезофиллом [3, 22]. Согласно концепции экологических стратегий Грима [23], рост этого параметра можно интерпретировать, как экстенсивное

увеличение производительности листового аппарата, то есть, как черту конкурентной стратегии и/или стратегии выживания в нарушенных условиях. Формирование ареол обеспечивает эффективную логистику при транспорте влаги [24]. Рост их числа на единицу площади увеличивает протекторный эффект через реализацию функциональной дискретности листового аппарата [4, 25, 26]. При этом развитие дополнительных циклических структур происходит в ущерб относительной доли фотосинтезирующей ткани. В результате, увеличение количества ареол при прочих равных можно трактовать как признак стрессовой стратегии. Формирование обоих структурных элементов требует больших энергетических и вещественных затрат [27]. Это ограничивает пределы их одновременного развития в архитектуре жилкования.

Согласно графику взаимодействия удельной длины жилок и количества ветвлений на единицу площади (см. рис. 3) показатели находятся в явной зависимости друг от друга. Наблюдаемая связь несколько отличается от линейной, что типично для площадных измерений [21]. При этом, значения для видов из разных классов акклиматизации формируют плотные, выраженные группы. Можно предположить, что нарушение прямо пропорциональной связи не является ошибкой, а следует из различия в закономерностях ветвления жилок у видов с разной приспособительной

способностью. Для проверки этой гипотезы применили ковариационный анализ [28]. Зависимой переменной считали длину жилок ($\text{см}/\text{см}^2$). Ковариантой выступало количество ветвлений на см^2 . Группирующая, факторная переменная – класс приспособленности. Также учитывали взаимодействие факторной переменной с ковариантой. Установили, что у представителей первого класса акклиматизации характер взаимодействия показателей действительно отличается. На рисунке 5 представлены результаты обучения статистической модели.

В первом классе приспособленности, прирост длины жилок относительно количества ветвлений ниже, чем в двух других классах (количество степеней свободы $Df = 1$, значение теста $F = 11410.8$, p -значение = $2 \cdot 10^{-16}$). При этом статистически значимым является не собственно приспособленность, но взаимодействие фактора с ковариантой ($Df = 2$, $F = 95.8062$, p -значение = $2 \cdot 10^{-16}$). Можно сделать вывод, что принадлежность к тому или иному классу приспособленности, влияет на закономерности, связывающие длину жилок и вероятность их ветвления. Функциональная суть увеличения плотности жилкования состоит в повышении гидравлической проводимости листа. Роль частоты ветвления не столь ясна. Известно, что этот показатель обычно коррелирует с плотностью распределения транспортных тканей [26].

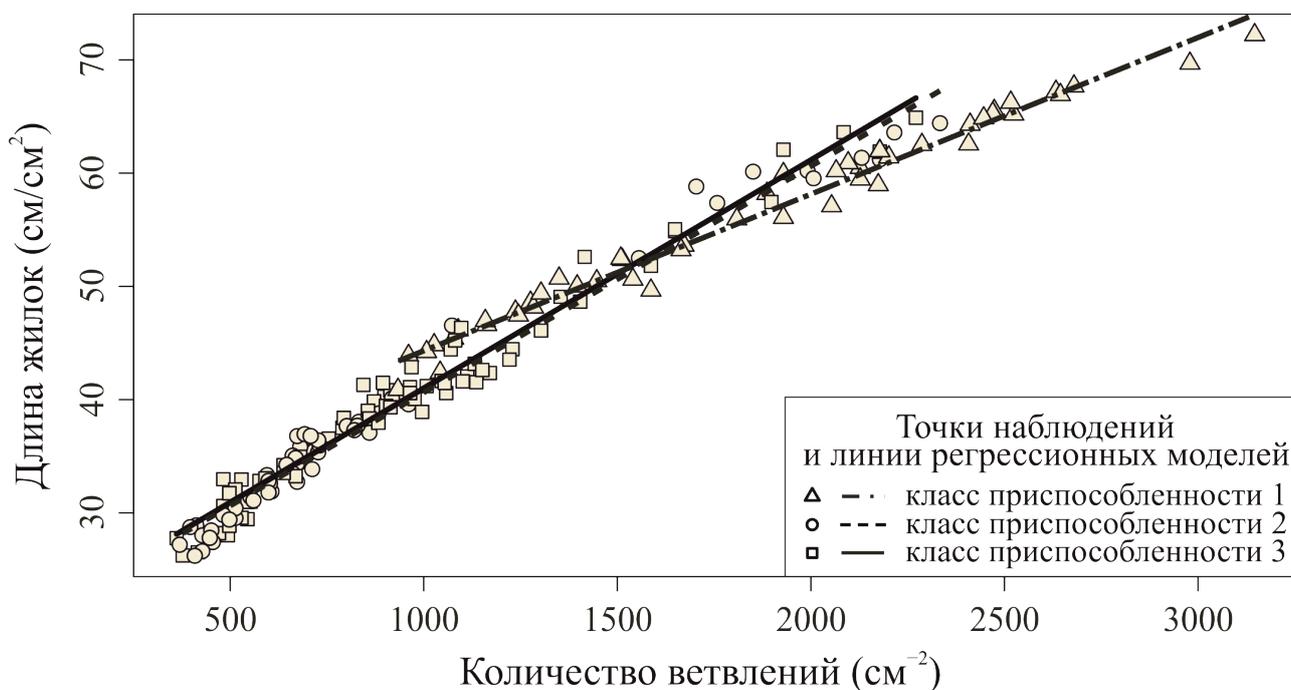


Рис. 5. Графическое отображение результатов ковариационного анализа взаимосвязи удельной длины и плотности ветвления жилок в зависимости от принадлежности к классу акклиматизации. Линиями обозначены предсказанные по модели значения.

Особенности масштабирования просвета ксилемных каналов при ветвлении проводящего пучка и углы расхождения дочерних жилок, могут влиять на перераспределение давления воды в сосудах [6, 29]. При этом физиология соотношения суммарной длины жилок и количества узлов васкулярной сети изучена недостаточно. Наиболее вероятно, что экологическая роль этого параметра реализуется через особенности формирования ареол [30]. Согласно [24, 25] замкнутая система жилкования является эволюционно преимущественной. Большое количество анастомозов обеспечивает мозаичность функционального континуума листа. Увеличивается число потенциальных путей снабжения каждого участка. Противоположно этому, увеличение количества ареол ограничивает рост листа, и уменьшает относительную долю фотосинтетических тканей.

Для оценки особенностей формирования циклических структур была поставлена задача: изучить связь между количеством ареол на единицу площади и соотношением удельной длины жилок с плотностью ветвлений. На первом этапе оценили общий характер взаимодействия. Обнаружили, что число ареол возрастает обратно пропорционально отношению удельной длины жилок к частоте ветвления. То есть, при равной плотности жилкования вероятность формирования ареол возрастает с увеличением количества узлов сети.

Применив этот вывод к результатам предыдущего теста, можно предположить, что виды первого класса приспособленности реализуют стратегию развития листа, направленную на формирования большего количества ареол при меньшей удельной длине проводящих пучков. На втором этапе предложили гипотезу о том, что обнаруженная закономерность формирования ареол может изменяться в зависимости от принадлежности вида к одному из классов приспособленности. Для проверки гипотезы предприняли ковариационный анализ. Зависимой переменной выбрали количество ареол на единицу площади. Ковариантой служила величина обратная результату деления удельной длины жилок на плотность ветвлений. Отношение параметра к единице было выбрано для учета нелинейного характера взаимодействия. Группирующая, факторная переменная – класс приспособленности. Значимыми параметрами можно признать коварианту ($Df = 1$, $F = 979.9$, p -значение = $2.2 \cdot 10^{-16}$) и ее взаимодействие с фактором ($Df = 2$, $F = 10.5$, p -значение = $4.76 \cdot 10^{-5}$). Принадлежность к классу приспособленности, сама по себе, не вносит существенных изменений. Результат обучения модели представлен на рисунке 6.

Предварительная гипотеза о повышении плотности ареол с уменьшением отношения длины жилок к количеству ветвлений подтвердилась в пределах каждого из классов приспособленности.

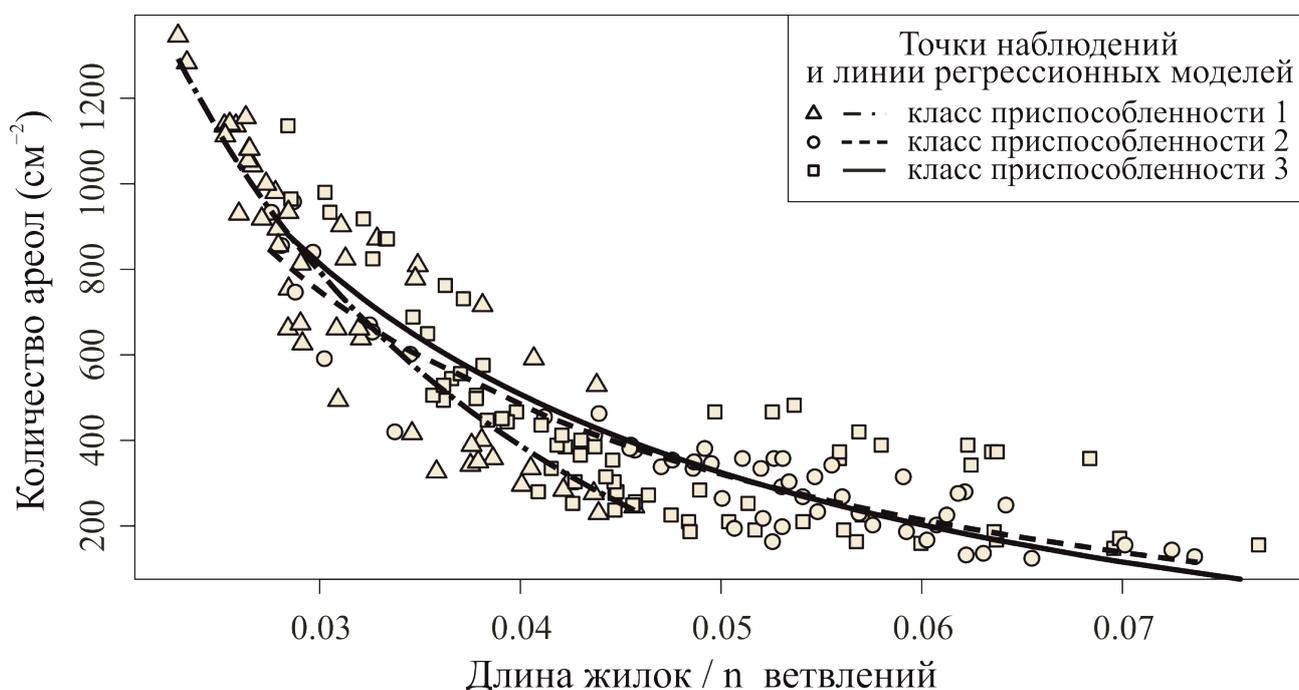


Рис. 6. Графическое отображение результатов ковариационного анализа взаимосвязи количества ареол на единицу площади с соотношением длина жилок – количество ветвлений в зависимости от принадлежности к классу акклиматизации. Линиями обозначены предсказанные по модели значения.

Виды с низким и средним приспособительным потенциалом проявляют более пологий характер взаимодействия. Известно, что развитие проводящих тканей листа является крайне энергоемким процессом, кроме того, элементы васкулярной системы конкурируют в пространстве с фотосинтезирующими тканями [2, 22]. Следовательно, уменьшение удельной длины проводящих пучков, при условии сохранения транспортной способности, имеет экологические преимущества для растения. В работе [4], на основе компьютерного моделирования гидравлических характеристик проводящих систем листа с разными архитектурами, показано, что присутствие циклических элементов в сети действительно может интенсифицировать ее транспортную эффективность. Исходя из этого, высказанное предположение о преимуществах образования большого количества ареол при малом приросте длины жилок можно считать правдоподобным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установили, что гипотеза h1 не подтверждается – абсолютные отношения размерных и количественных характеристик жилкования теневых и световых листьев плохо объясняют проявляемый уровень приспособленности. Гипотезу h2 можно считать подтвержденной – аллометрические характеристики васкулярной системы листа у видов из разных классов приспособленности видов являются информативными предикторами адаптационного потенциала растений.

Успешно акклиматизировавшиеся виды проявляют иные аллометрические принципы формирования ареол листа. Можно выделить две однонаправленные тенденции. Первая заключается в более частом ветвлении жилок, с увеличением их длины. Вторая – количество ареол возрастает быстрее с увеличением числа узлов сети на единицу плотности жилкования. Наиболее вероятно, приспособленные виды выработали стратегию к увеличению числа циклических структур в архитектуре жилкования с минимальными затратами на формирование сосудов.

Обнаруженные взаимосвязи между параметрами количества ареол, длины жилок и количества ветвлений, взятых по отношению к единице площади, и успешностью интродукции растений ранее не описывались. Результаты исследования позволяют лучше понять процессы детерминирующие приспособляемость растений к несвойственным или изменяющимся условиям.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ye Z.-H. Vascular tissue differentiation and pattern formation in plants / Z.-H. Ye // *Annu. Rev. Plant Biol.* — 2002. — Vol. 53. — P. 183–202.
2. Brodrribb T.J. Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics / T.J. Brodrribb, T.S. Feild, G.J. Jordan // *Plant Physiology.* — 2007. — Vol. 144. — P. 1890–1898.
3. Sack L. Leaf hydraulics / L. Sack, N.M. Holbrook // *Annu. Rev. Plant Biol.* — 2006. — Vol. 57. — P. 361–381.
4. Roth A. Hydrodynamic Modelling Study of Angiosperm Leaf Venation Types / A. Roth // *Bot. Acta.* — 1995. — Vol. 108, N 2. — P. 121–126.
5. Sack L. Leaf hydraulic architecture correlates with regeneration irradiance in tropical rainforest trees / L. Sack, M.T. Tyree, N.M. Holbrook // *New Phytologist.* — 2005. — Vol. 167. — P. 403–413.
6. Sack L. Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees / L. Sack, K. Frole // *Ecology.* — 2006. — Vol. 87, N 2. — P. 483–491.
7. Nardini A. Hydraulic efficiency of the leaf venation system in sun- and shade-adapted species / A. Nardini, E. Gortan, S. Salleo // *Functional Plant Biology.* — 2005. — Vol. 32. — P. 953–961.
8. Pyykko M. Morphology and anatomy of leaves from some woody plants in a humid tropical rainforest of Venezuelan Guayana / M. Pyykko // *Acta Botanica Fennica.* — 1979. — Vol. 112. — P. 1–41
9. Hao G.-Y. Differentiation of leaf water flux and drought tolerance traits in hemiepiphytic and non-hemiepiphytic *Ficus* tree species / G.-Y. Hao, L. Sack, A.-Y. Wang // *Functional Ecology.* — 2010. — Vol. 24, N 4. — P. 731–740.
10. Holbrook N.M. From epiphyte to tree: differences in leaf structure and leaf water relations associated with the transition in growth form in eight species of hemiepiphytes / N.M. Holbrook, F.E. Putz // *Plant, Cell and Environment.* — 1996. — Vol. 19, N 6. — P. 631–642.
11. Strauss-Debenedetti S. Plasticity and acclimation to light in tropical *Moraceae* of different successional positions / S. Strauss-Debenedetti, F.A. Bazzaz // *Oecologia.* — 1991. — Vol. 87. — P. 377–387.
12. Барыкина Р.П. и др. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р.П. Барыкина [и др.]. — Москва: Издательство МГУ, 2004. — 312 с.
13. Sajwan V.S. Development anatomy of the leaf of *Ficus religiosa* L. / V.S. Sajwan, N. Harjal, G.S. Paliwal // *Ann.Bot.* — 1977. — Vol 41. — P. 293–302.

14. Schindelin J. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis / J. Schindelin [et.al.] // Nature Methods. — 2012. — Vol 9, N 7. — P. 676-682
15. Python Software Foundation. Python Language Reference, version 2.7., 2014. Available at <http://www.python.org>.
16. Горницкая И.П. Итоги интродукции тропических и субтропических растений в Донецком ботаническом саду НАН Украины / И.П. Горницкая, Л.П. Ткачук. — Донецк: Донбасс, 1999. — 288 с.
17. R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
18. Berg C.C. African fig trees and fig wasps / C.C. Berg, J.T. Wiebes. — Amsterdam: North-Holland, 1992. — 298 p.
19. Lichstein J.W. Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool / J.W. Lichstein // Plant Ecology. — 2007. — Vol. 131. — P. 188-117.
20. Tibshirani R. Estimating the number of clusters in a data set via the gap statistic / R. Tibshirani, G. Walther, T. Hastie // J. R. Stat. Soc. Ser. B (Statistical Methodol.). — 2001. — Vol. 63, N 2. — P. 411-423.
21. Zuur A.F. et.al. Mixed effects models and extensions in ecology with R / A.F. Zuur [et.al.]. — New York, NY: Springer New York, 2009. — 574 p.
22. Brodribb T.J. Water supply and demand remain balanced during leaf acclimation of *Nothofagus cunninghamii* trees / T.J. Brodribb, G.J. Jordan // New Phytologist. — 2011. — Vol. 192. — P. 437-448.
23. Grime J.P. The role of plasticity in resource capture by plants / J.P. Grime, J.M.L. Mackey // Evolutionary Ecology. — 2002. — Vol. 16. — P. 299-307.
24. Blonder B. Interest in functional traits has grown significantly in the last decade / B. Blonder [et.al.] // Ecology Letters. — 2011. — Vol. 14. — P. 91-100.
25. Beyschlag W. Stomatal patchiness in Mediterranean evergreen sclerophylls: Phenomenology and consequences for the interpretation of the midday depression in photosynthesis and transpiration / W. Beyschlag, H. Pfanz, R.J. Ryel // Planta. — 1992. — Vol. 187. — P. 546-553.
26. Roth-Nebelsick A. Evolution and function of leaf venation architecture: a review / A. Roth-Nebelsick [et.al.] // Annals of Botany. — 2001. — Vol. 87. — P. 553-566.
27. Uhl D. Leaf venation density as a climate and environmental proxy: a critical review and new data / D. Uhl, V. Mosbrugger // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. — 1999. — Vol. 149. — P. 15-26.
28. Crawley M.J. The R Book / M.J. Crawley. — Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd: 2007. — 942 p.
29. Sack L. Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns / L. Sack [et.al.] // Nat. Commun. — 2012. — Vol. 3, N 3. — P. 837.
30. Sack L. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future / L. Sack, C. Scoffoni // New Phytol. — 2013. — Vol. 198, N 4. — P. 983-1000.

Государственное учреждение «Донецкий ботанический сад»

Стрельников И. И., младший научный сотрудник отдела тропических и субтропических растений

E-mail: ivanstrel87@gmail.com

Тел: +38(062)294-12-80

Глухов А. З., главный научный сотрудник

E-mail: donetsk-sad@mail.ru

Тел: +38(062)294-12-80

Government institution "Donetsk botanical garden"

Strel'nikov I. I., junior research scholar of tropical and subtropical plants department

E-mail: ivanstrel87@gmail.com

Ph.: +38(062)294-12-80

Glukhov A. Z., chief research scholar

E-mail: donetsk-sad@mail.ru

Ph.: +38(062)294-12-80