

УДК 582.4.98
М.В.Шевера

К.М.Ситник, А.П.Ільїнська,

**ТРАНСФОРМАЦІЯ ПОВЕРХНЕВОЇ СТРУКТУРИ ЛИСТКІВ
MYAGRUM PERFOLIATUM (BRASSICACEAE) ПРИ
ЗРОСТАННІ В УМОВАХ АНТРОПОГЕННОГО ТИСКУ**

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України,
252601, Київ, Терещенківська, 2, Україна.*

Наводяться результати порівняльного дослідження ультраструктурі поверхні листків рослин *Myagrum perfoliatum* L. з природного екотопу (околиця села Орлине, Крим) та антропогенно-трансформованих місцевостей (територій залізнично-товарних станцій Київ-Петрівка та Київ-Дніпровський). Виділені стійкі ознаки (форма та тип епікутикулярних воскових відкладень) на які не впливають ні зміни екологічних умов зростання, ні дія антропогенних факторів. З'ясовано, що під впливом комплекса техногенних факторів, які характерні для залізничних станцій, в тому числі постійно спостерігаюче штучно складене "вітрове" напруження, наявність хімічно активних та інертних корпускулярних забруднювачів, на поверхні листків зменшується кількість воскових відкладень, особливо кристалічних форм, товщина кутікули, змінюється в загальний тип рельєфу поверхні, а також спостерігається велика кількість корпускулярних забруднювачів, як на самій поверхні, так і в гирлових щілинах, що не дозволяє гирлу вчасно зчинятися. Велике забруднення поверхні змінює фізичні характеристики листка, та усі процеси які прямо чи побічно пов'язані з його гирлововою системою.

Ключові слова: *Myagrum perfoliatum, поверхнева структура листка, техногенез.*

К.М. Ситник, А.Ф.Ильинская, М.В. Шевера

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України,
252601, Київ, Терещенківська, 2, Україна.*

**ТРАНСФОРМАЦИЯ ПОВЕРХНОСТНОЙ СТРУКТУРЫ ЛИСТЬЕВ MYAGRUM
PERFOLIATUM (BRASSICACEAE) ПРИ ПРОИЗРАСТАНИИ
В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ДАВЛЕНИЯ**

Приводятся результаты сравнительного исследования ультраструктуры поверхности листьев растений *Myagrum perfoliatum* L. с природного экотопа (окрестности с. Орлиное, Крым) и антропогенно трансформированных мест (территорий железнодорожно-товарных станций Киев-Петровка и Киев-Днепровский). Выделены устойчивые признаки (форма и тип эпикутикулярных восковых отложений), на которые не влияют ни изменение естественных экологических условий произрастания, ни действие антропогенных факторов. Выяснено, что под воздействием комплекса техногенных факторов, которые характерны для железнодорожных станций, в том числе постоянно наблюдаемое искусственно создаваемое "ветровое" напряжение, наличие химически активных и инертных корпускулярных загрязнителей, на поверхности листьев уменьшается количество восковых отложений, особенно кристаллических форм, толщина кутикулы, изменяется общий тип рельефа поверхности, а также наблюдается большое количество корпускулярных загрязнителей как на самой поверхности, так и в устьищных щелях, что не позволяет устьицам вовремя закрываться. Сильное загрязнение поверхности изменяет и физические характеристики листа, и все процессы, которые прямо или косвенно связаны с его устьичной системой.

Ключевые слова: *Myagrum perfoliatum, поверхностная структура листа, техногенез.*

К.М. Sytnik, A.Ph.Ilyinska, M.V. Shevera

*Institute of Botany of National Academy of Science of Ukraine
Tereschenkivska str., 2, Kiev 252601, Ukraine.*

**TRANSFORMATION OF THE SURFACE STRUCTURE OF LEAVES
OF MYAGRUM PERFOLIATUM (BRASSICACEAE) GROWING
UNDER CONDITIONS OF ANTHROPOGENOUS PRESSING**

Results of comparative investigation of leaf surface ultrastructure of *Myagrum perfoliatum* L. from natural habitats (vicinity of Orlinoe, Crimea) and from anthropogenously transformed localities (cargo railway stations Kyiv-Petrivka and Kyiv-Dniprovsky) are presented. Stable features (shape and type of epicuticular wax adjournment), which are not influenced by changes of natural ecological conditions, action of the anthropogenous factors, are found. It is shown, that under pressure of a complex of technogenous factors, which are characteristic of railway stations (including constant artificial "wind string" pressure, presence of chemically active substances and inert corpuscular pollutants) quantity of wax adjournment on surface of the plants decreases, especially of those in crystal shape. Cuticle thickness, general structure type of a surface are also changes. Large amounts of corpuscular pollutants were also observed on the surface as well as in the stomatal openings, which prevents the normal functioning (opening and closing) of stomata. Considerable pollution of leaf surface alters as well as the physical

characteristics of leaf and all those processes, which directly or indirectly connected with the stomata system.

Key words: *Myagrum perfoliatum*, leaf surface structure, technogenesis.

Вид *Myagrum perfoliatum* L. відноситься до числа своєрідних представників синантропної флори України. За ступенем натурализації його відносять до епекофітів у Криму і ефемерофітів на материковій частині України (Степ, Ліосостеп), де він зростає головним чином вздовж залізниць (Протопопова, 1991).

Ми провели порівняльне дослідження поверхневої структури листків цього виду у рослин, що зібрані у антропогенно змінених місцезнаходженнях на території двох залізничних станцій: Київ-Петрівка (один з найбільших сортувально-перевантажувальних товарно-залізничних вузлів міста) та Київ-Дніпровський (головним чином транзитний товарно-залізничний вузол на лівому березі Дніпра) та у природних екотопах, зокрема, в Криму (околиці с.Орлине), де вид вже добре натурализувався.

Мета нашої роботи - з'ясувати ступінь екологічної пластичності ознак поверхневої структури листків цього виду та визначити характер зміни цих ознак у рослин, що зростають в умовах техногенного забруднення.

МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕННЯ

Поверхнева структура листків досліджувалась на електронному скануючому мікроскопі JSM-35 C. Препарати готовувались за загально прийнятою методикою. Шматочки листків приклеювалися до металевих столиків і напилювались золотом. Для опису та класифікації ознак ультраструктури поверхні використана термінологія та класифікація, що наведена у роботі Ch.Chakrabarty & P.Mukherjee (1986).

ХАРАКТЕРИСТИКА ПОВЕРХНЕВОЇ СТРУКТУРИ ЛИСТКІВ

1. Рослини природного екотопу (околиці с.Орлине Кримської області); рис. 1(а).

Адаксимальна поверхня горбкувато-зморшкувата: опукло-витягнуті підвищення направлени переважно вздовж листка, розділяються вузькими проміжками, над найбільшими жилками переходять у майже паралельні довгі опуклі зморшки. Контури клітин невиразні. Поверхневі воскові відклади добре розвинені: густо розміщені короткі палочкоподібні кристали воску спостерігаються на листкових пластинках, а на опуклинах та безпосередньо біля найбільших жилок наявні лускоподібно-пластинкові нашарування аморфного воску, які над жилками зливаються і утворюють майже суцільний восковий шар. Кутікулярний шар та продихи проглядаються нечітко, внаслідок численних воскових кристалів. Замикаючі клітини продихів мають суцільний овальний і добре розвинений кутікулярний валик, що з поверхні обмежує передній дворик продихів. Зрідка спостерігаються поодинокі тверді частки корпускулярних забруднювачів.

Абаксимальна поверхня у цілому схожа з адаксимальною загальним типом рельєфу, ступенем виразності контурів клітин, ступенем розвитку воскових відкладів. Останні представлені видовженими палочкоподібними кристалами та такими ж як зверху лускоподібно-пластинковими нашаруваннями. Кутікулярні валики над замикаючими клітинами дещо тонші, ніж на адаксимальній поверхні. Тверді частки корпускулярних забруднювачів зустрічаються дуже рідко.

2. Рослини з території товарно-залізничної станції Київ-Дніпровський.

Адаксимальна поверхня нерівномірно-горбкувато-зморшкувата: вузькі негусто розміщені і плескуваті зверху підвищення тягнуться переважно вздовж листка і чергаються з більшими або меншими за розміром плоским ділянками. Інколи розрізняються контури епідермальних клітин, що свідчить про наявність тоншого ніж у кримських рослин кутікулярного шару. Палочкоподібні кристали воску зустрічаються дуже рідко. Над жилками розміщені незначні пластинкові нашарування воску. Продихи добре помітні, розміщені досить рівномірно по всій поверхні. Кутікулярні валики над замикаючими клітинами суцільноовальні, їх товщи-

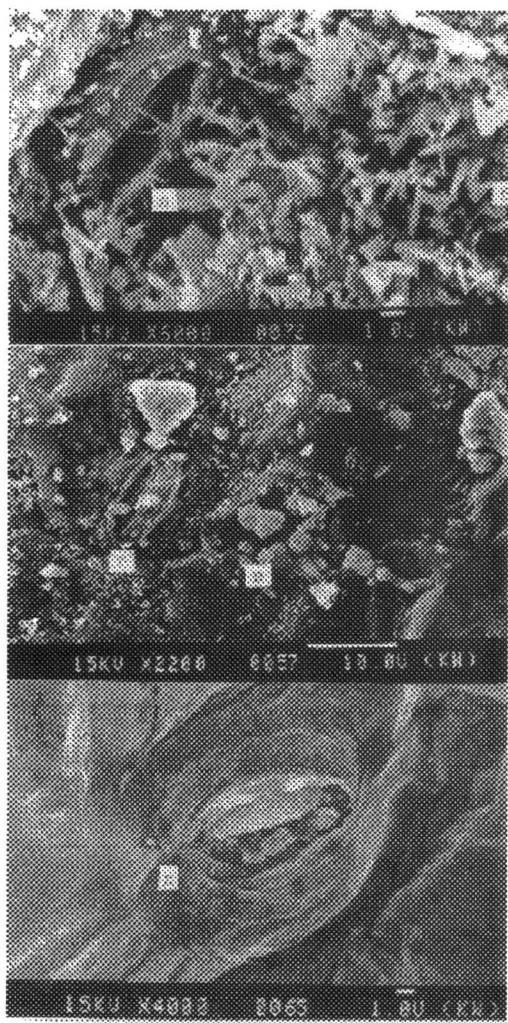


Рис. 1. Фрагменти поверхневої структури листків *Myagrum perfoliatum* L. кримських рослин: а - звичайний продих, б - кристали епікутикулярного воску на листковій поверхні; рослин з Київ-Петрівки: в - повністю зруйнований, г - з твердою частиною у щілині, д - повністю закупорений продихи

поверхні спостерігається значна кількість твердих корпускулярних забруднювачів різного розміру і форми, які у багатьох випадках закупорюють продихові щілини. За ступенем забрудненості всі продихи у цих рослин так само, як і у попередніх, можна розділити на чотири групи. Також, як і у рослин зі станції Київ-Дніпровський, спостерігаються чорні плями різного діаметру, що нерівномірно розсіяні по всій поверхні. Абаксимальна поверхня за вказаними особливостями подібна до адаксимальної.

АНАЛІЗ ТА ОБГОВОРЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ

Аналіз отриманих результатів показує, що різні ознаки ультраструктури поверхні листків досліджуваного виду проявляють різну ступінь мінливості та екологічної пластичності і по-різному реагують на зміну умов існування рослин та на дію антропогенного фактора (таблиця). У досліджуваного виду постійними і незалежними від впливу факторів навколошнього середовища виявились форма та тип епікутикулярних воскових відкладів - короткі або видовжені палочкоподіб-

на менша ніж у рослин з Криму. По всій поверхні, а також у продихових щілинах досить багато твердих часток корпускулярних забруднювачів різного розміру. За ступенем забрудненості всі продихи можна розділити на чотири групи: 1) звичайні незабруднені; 2) з невеликими тведими частками у щілинах, які перешкоджають закриванню продихів; 3) з продиховими щілинами, що повністю закупорені корпускулярними забруднювачами; 4) повністю закупорені і за зовнішнім виглядом дуже схожі на зовсім змертвілі. Крім цього, спостерігаються чорні плями, різного діаметру, що нерівномірно розсіяні по всій поверхні. Більш детальне дослідження (при збільшенні х 12000-15000) показало, що це заглибини у товщі кутикули (рис. 2).

Абаксимальна поверхня дуже подібна до адаксимальної. Кутикулярні валики над замикаючими клітинами частини продихів розвинені дещо краще ніж зверху на листках.

3. Рослини з території товарно-залізничної станції Київ-Петрівка, рис. 1(в-д).

Адаксимальна поверхня рідко зморшкувата: переважають більш-менш плоскі ділянки, що розділяються нечисленними вузькими зморшками, які тягнуться переважно вздовж листка. В окремих місцях помітні контури клітин. Продихи не завжди виразні, внаслідок значної забрудненості поверхні. Епікутикулярний віск (палочкоподібні кристали) майже відсутній на листовій пластинці, спостерігається у невеликій кількості над найбільшими жилками у вигляді пластинкових нашарувань. Кутикулярні валики над продихами дуже тонкі або зовсім зруйновані. На всій

Таблиця. Ознаки ультраструктури адаксимальної поверхні листків досліджених рослин *Myagrum perfoliatum* L.

Ознаки	Місцезнаходження рослин		
	с.Орлине Кримська обл.	станція Київ-Петрівка	станція Київ-Дніпровський
Загальний тип рельєфу	горбкувато- зморшкуватий	рідко- зморшкуватий	нерівномірно- горбкувато- зморшкуватий
Контури клітин	невиразні	інколи розрізняються	інколи розрізняються
Тип воскових відкладів	короткі палочкоподібні кристали та лускоподібно- пластинкові нашарування	палочкоподібні кристали та лускоподібно- пластинкові нашарування	палочкоподібні кристали та лускоподібно- пластинкові нашарування
Кількість воску	дуже багато	майже відсутній	дуже мало
Кутикулярні валики	суцільно- овальні, товсті	суцільно- овальні, тонкі, інколи зруйновані	суцільно- овальні, тонкі
Забрудненість поверхні	дуже рідко поодинокі частки корпускулярної природи	численні частки корпускулярної природи та плями різного діаметру	Численні частки корпускулярної природи, плями різного діаметру

ні кристали та лускоподібно-пластинкові нашарування, а мінливою виявилася їх кількість та ступінь розвитку.

Найбільше воску було у кримських рослин, а найменше - у рослин з Києва. Відомо, що велика кількість воску на поверхні рослин утворюється при підвищенні вологості, високій температурі, значній інсоляції. Різні типи воскових відкладів проявляють також різну стійкість до впливу факторів навколошнього середовища, як антропогенних, так і природних. Досить стійкими є пластинкові нашарування, а дуже вразливими - кристалічні форми. Останні особливо часто пошкоджуються вітром, пилом, піском, твердими часточками, дощем. На молодих листочках віск може частково відновлюватися. Але регенерація відбувається не шляхом стимуляції синтезу, а за рахунок використання того, що уже створене (Кочетова, Кочетов, 1982; Джуніпер, Джейфри, 1986).

Отже, найбільшу кількість епікутикулярного воску у кримських рослин можна пояснити природними екологічними особливостями їх місцезростань - інтенсивною інсоляцією та досить високою температурою. У рослин з Києва (з територій обох товарно-залізничних станцій) більш-менш помітні були пластинкові нашарування воску над найбільшими жилками листка і дуже мало спостерігалось кристалічного воску. Таку відміну за кількістю воскових відкладів можна пояснити специфічними особливостями кримських місцезростань досліджуваних рослин, у тому числі досить інтенсивним переміщенням повітряних потоків внаслідок постійного руху потягів. В цих умовах ушкоджуються вже наймолодші листочки, і навіть часткове відновлення воску виявляється досить утрудненим або й взагалі неможливим. Отже, основною причиною різкого зменшення кількості воскових відкладів на поверхні листків рослин *M. perfoliatum*, що зібрані на території кримських товарно-залізничних станцій, може бути постійно діюче штучне "вітрове навантаження", створюване інтенсивним рухом залізничного транспорту.

Кутикула відіграє важливу роль у пристосуванні рослин до існування в різних несприятливих умовах. Її основною складовою частиною є кутин - хімічно інертний високомолекулярний полімер, який може розчинятись лише під дією лугу. Кутикула особливо інтенсивно розвивається у рослин, що зростають в екстремальних природних умовах - при значній посушливості, високій інсоляції, інтенсивному вітровому навантаженні, на ґрунтах бідних на поживні речовини (Джуніпер, Джейфри, 1986). У досліджуваного нами виду кутикула найкраще була розвинена у кримських рослин, про що свідчать добре помітні товсті кутикулярні валики над замикаючими клітинами продихів та непомітні контури епідермальних

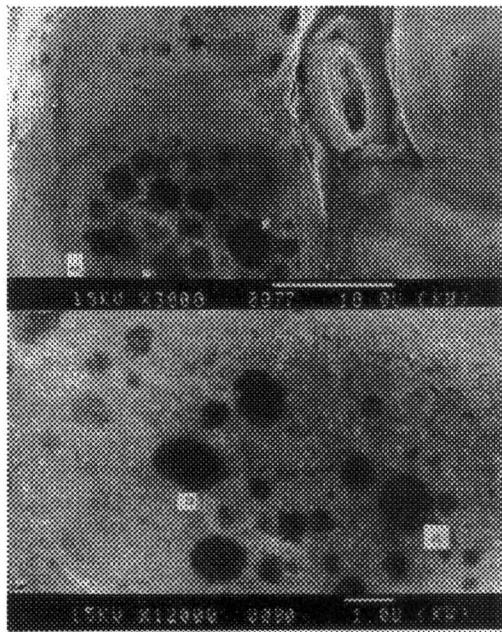


Рис. 2. Пошкодження листків рослин *Myagrum perfoliatum* L., що зібрані на залізничній станції Київ-Дніпровський: а - заглибини у товщі кутикули при різномірному збільшенні мікроскопа

кутикули на поверхні листків рослин *M.perfoliatum* з цього ж виду - дія хімічно агресивних часток атмосферного пилу.

Останній діє на рослини не тільки хімічно, але й фізично. Фізичний вплив особливо яскраво проявляється у зміні оптичних властивостей листка, а також його температури та транспірації. Але, якщо шляхом логічних міркувань ще на початку ХХ-го ст. було зроблено висновок, що закупорювання продихових щілин твердими частками приводить до уповільнення газообміну рослин, то ще й на сьогодні прямих експериментальних доказів стосовно цього питання ще не одержано (Ількун, 1978). Однак було встановлено, що швидкість випаровування води з одиниці поверхні листка наближається до величини, що спостерігається при випаровуванні води з відкритої поверхні. Цей факт вражає, бо площа, що займають продихи, складає не більше 2 % від загальної площини листка (Джуніпер, Джеффри, 1986). Це доказує, що продихи є дуже ефективним регулятором випаровування води і що "вихід з ладу" хоча б частини з них значно відобразиться на ефективності роботи продихової системи листка. У досліджуваних рослин з Києва велика кількість пилових інгредієнтів виявлена як на поверхні листка, так і у щілинах продихів (табл. 1, рис. 1, 2). Наше дослідження показало також, що тверді корпускулярні забруднювачі певну частину продихів закупорюють зовсім. Внаслідок чого продихи можуть зовсім відмирати. У іншої їх частини тверді частки, потрапляючи у продихові щілини, перешкоджають вчасному закриванню останніх. Отже, у полуденні часи, коли незабруднені продихи закриваються, то продихи з забрудненням залишаються відкритими, внаслідок чого продовжується і транспірація, і газообмін рослин. Таким чином, велика кількість корпускулярних забруднювачів на поверхні листків (у тому числі й у продихах) *M.perfoliatum*, так само як і у інших видів, може значно змінювати всі характеристики листка та порушувати хід усіх процесів, що прямо чи опосередковано пов'язані з його продиховою системою.

Загальний тип рельєфу поверхні рослин, у тому числі й листка, обумовлюється комплексом головним чином епідермальних особливостей. Його відносять до числа стійких таксономічних ознак, які досить давно використовують для класифікації видів, родів, родин (Barthlott, 1981; Сосucci, 1972). Наше дослідження

клітин (внаслідок розвитку товстого шару кутикули). У рослин з Києва кутикула розвинена значно слабше - кутикулярні валики були тонкими, а інколи ще й пошкоджені. На окремих ділянках листка досить чітко розрізнялись контури клітин. Слабший розвиток кутикули у рослин з Києва також, як ми вважаємо, є наслідком впливу техногенних факторів, зокрема, шкідливої дії хімічно активних речовин. Серед останніх найбільшої шкоди завдали речовини, що мають лужну реакцію (наприклад, цементний пил). Такі речовини могли частково розчинити кутину. Розчиненню кутину сприяла ранкова роса, та практична відсутність воску, який має водовідштовхуючі властивості. Наслідком часткового розчинення кутини є, мабуть, ті заглибини у товщі кутикули (мають вигляд чорних плям при малому збільшенні мікроскопа), що виявлені нами на поверхні листків рослин з території обох залізничних станцій (рис.2). Отже, можна зробити висновок, що одна з основних причин слабшого розвитку кутикули на поверхні листків рослин *M.perfoliatum* з Києва, порівняно з кримськими рослинами цього ж виду - дія хімічно агресивних часток атмосферного пилу.

Останній діє на рослини не тільки хімічно, але й фізично. Фізичний вплив особливо яскраво проявляється у зміні оптичних властивостей листка, а також його температури та транспірації. Але, якщо шляхом логічних міркувань ще на початку ХХ-го ст. було зроблено висновок, що закупорювання продихових щілин твердими частками приводить до уповільнення газообміну рослин, то ще й на сьогодні прямих експериментальних доказів стосовно цього питання ще не одержано (Ількун, 1978). Однак було встановлено, що швидкість випаровування води з одиниці поверхні листка наближається до величини, що спостерігається при випаровуванні води з відкритої поверхні. Цей факт вражає, бо площа, що займають продихи, складає не більше 2 % від загальної площини листка (Джуніпер, Джеффри, 1986). Це доказує, що продихи є дуже ефективним регулятором випаровування води і що "вихід з ладу" хоча б частини з них значно відобразиться на ефективності роботи продихової системи листка. У досліджуваних рослин з Києва велика кількість пилових інгредієнтів виявлена як на поверхні листка, так і у щілинах продихів (табл. 1, рис. 1, 2). Наше дослідження показало також, що тверді корпускулярні забруднювачі певну частину продихів закупорюють зовсім. Внаслідок чого продихи можуть зовсім відмирати. У іншої їх частини тверді частки, потрапляючи у продихові щілини, перешкоджають вчасному закриванню останніх. Отже, у полуденні часи, коли незабруднені продихи закриваються, то продихи з забрудненням залишаються відкритими, внаслідок чого продовжується і транспірація, і газообмін рослин. Таким чином, велика кількість корпускулярних забруднювачів на поверхні листків (у тому числі й у продихах) *M.perfoliatum*, так само як і у інших видів, може значно змінювати всі характеристики листка та порушувати хід усіх процесів, що прямо чи опосередковано пов'язані з його продиховою системою.

Загальний тип рельєфу поверхні рослин, у тому числі й листка, обумовлюється комплексом головним чином епідермальних особливостей. Його відносять до числа стійких таксономічних ознак, які досить давно використовують для класифікації видів, родів, родин (Barthlott, 1981; Сосucci, 1972). Наше дослідження

показало, що загальний вигляд поверхні листків у досліджених рослин *M. perfoliatum* з різних місцезнаходжень дещо відрізняється. У рослин з Києва, порівняно з кримськими, листкова поверхня стала рівнішою, тобто менш структурованою за рахунок того, що зменшилася кількість підвищень та їх розмір; вони стали вужчими і коротшими. Така зміна структурованості поверхні відбулася, як ми вважаємо, внаслідок різкого зменшення кількості епікутикулярного воску та товщини кутикулярного шару. На користь цього свідчить той факт, що за цією ознакою рослини з Києва з обох залізничних станцій були подібніші між собою і різкіше відрізнялися від кримських. Отже, дослідження показує, що у *M. perfoliatum* зміни у поверхневій структурі листків викликані у більшості випадків дією комплексу антропогенних (техногенних) факторів, що наявні на території названих товарно-залізничних станцій.

ВИСНОВКИ

1. Порівняльне вивчення ультраструктури поверхні листків *M. perfoliatum* дозволило виявити стійкі ознаки, на які не впливають ні зміна екологічних природних умов місцевостань, ні дія техногенних факторів. Такими ознаками у дослідженого виду є форма та тип епікутикулярних воскових відкладів (палочковидні кристали та лускоподібно-пластинкові нашарування).

2. Різке зменшення кількості епікутикулярного воску, пошкодження та зменшення товщини кутикулярного шару, зміна загального типу рельєфу листової пластинки *M. perfoliatum* викликані дією комплексу техногенних факторів, що наявні на території товарно-залізничних станцій Києва, у тому числі постійно діючим штучним "вітровим навантаженням", хімічно активними та інертними корпускулярними забруднювачами різної природи.

3. Велика кількість корпускулярних забруднювачів, що виявлена на поверхні листків (у тому числі й у продихах) *M. perfoliatum*, може значно змінювати всі фізичні характеристики листка та порушувати хід усіх процесів, що прямо чи опосередковано пов'язані з його продиховою системою.

ПОДЯКИ

Автори щиро вдячні к.б.н. С.Л.Мосякіну (Інститут ботаніки ім. М.Г.Холодного НАН України) за люб'язно надані гербарні збори рослин *M. perfoliatum* з Києва.

ЛІТЕРАТУРА

- Джунипер Б.Э., Джейфри К.Э. Морфология поверхности растений. М.: Агропромиздат, 1986. 160 с.
- Илькун Г.М. Загрязнители атмосферы и растения. К.: Наук. думка, 1978. 246 с.
- Кочетова Н.И., Кочетов Ю.В. Адаптивные свойства поверхности растений. М.: Колос, 1982. 176 с.
- Протопопова В.В. Синантропная флора Украины и пути ее развития. К.: Наук. думка, 1991. 204 с.
- Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J.Bot. 1981. Vol. 1, N 3. P. 345-355.
- Chakrabarty Ch., Mukherjee P.K. Studies on *Bupleurum L.* (Umbelliferae) in India II. SEM observations of leaf surfaces // Fedd. Rep. 1986. 97, N 7-8. P. 489-496.
- Cocucci A.E. El impacto de la microscopia electronica en sistematica // "1 Congr. latinoamer. y mex. bot. Mexico, 1972. Mem. symp." Mexico, 1972. P. 223-246.

Надійшла 05.03.1996